

**Das Wachstum des Gehirns beim
Alpensegler (*Micropus m. melba* L.).**

VERKÜRZTE FASSUNG

der

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Clemens KOCHER

aus Selzach (Solothurn)

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1948

**Das Wachstum des Gehirns beim
Alpensegler (*Micropus m. melba* L.).**

VERKÜRZTE FASSUNG

der

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Clemens KOCHER

aus Selzach (Solothurn)

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1948

*Genehmigt von der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
auf Antrag der*

Herren Professoren Dr. A. Portmann und Dr. E. Handschin.

Basel, den 2. Juli 1946.

ANDREAS SPEISER,
Dekan.

Herrn Clemens Kocher wurde von der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel am 22. Oktober 1946 erlaubt, diese verkürzte Fassung seiner am 2. Juli 1946 genehmigten Inauguraldissertation drucken zu lassen. Die vollinhaltliche Arbeit mit dem Titel: *Das Wachstum des Gehirns beim Alpensegler (Micropus m. melba L.) und der Bau des Vorderhirns von Segler und Schwalbe*, kann eingesehen oder entliehen werden:

1. im Zoologischen Institut der Universität Basel;
2. in der Universitätsbibliothek Basel;
3. in der Schweizerischen Landesbibliothek in Bern.



Separatabdruck aus *Revue Suisse de Zoologie*,

Bd. 55

Heft 1

1948.

CURRICULUM VITAE

Am 17. August 1917 wurde ich, Clemens Kocher, von Selzach (Kt. Solothurn), in meinem Heimatort geboren. Ich bin der jüngste Sohn des Robert Kocher, Gemeindeschreiber† und seiner Gattin Rosa geb. Gaugler, wohnhaft in Selzach.

In meinem Heimatort besuchte ich die Primar — und Sekundarschule und in Solothurn das humanistische Gymnasium. Nach bestandener Maturitätsprüfung in Solothurn liess ich mich im Herbst 1940 an der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel immatrikulieren.

In meiner Studienzeit besuchte ich Vorlesungen und Kurse folgender Herren Professoren und Dozenten: Bonjour, Doerr, Erlenmeyer, Geiger-Huber, Geigy, Gschwind, Häberlin, Hagenbach, Handschin, Hediger, Meng, Mislin, Portmann, Ruggli, Senn, Schüepp, Tomcsik, Vischer, Zehnder. Vom 1. Februar 1944 bis 31. Oktober 1945 versah ich die Stelle des Assistenten bei Herrn Prof. Dr. J. Kälin im zoologisch-vergl.-anatomischen Institut der Universität Freiburg (Schweiz).

Die vorliegende Dissertation begann ich im Winter 1942 unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Portmann.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Das Wachstum des Gehirns beim Alpensegler (*Micropus m. melba* L.)

von

Clemens KOCHER

(Zoologische Anstalt der Universität Basel.)

Mit 23 Textabbildung und 11 Tabellen.

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
Einleitung	58
Legende	60
1. Material	60
2. Das Adulthirn	61
3. Der zeitliche Verlauf des Wachstums	62
Gesamthirn	62
Stammrest	66
Corpora bigemina	70
Cerebellum	74
Hemisphären	78
4. Vergleich von Hirn- und Körperwachstum	83
Embryonales Wachstum	83
Totalhirn	83
Hirnteile	88
Postembryonales Wachstum	91
5. Die Formänderungen des Gehirns	98
6. Diskussion der Ergebnisse	106
7. Zusammenfassung	112
Literaturverzeichnis	115
Rev. SUISSE DE Zool., T. 55, 1948.	5

EINLEITUNG

Unsere Untersuchung über die Ontogenese des Gehirns beim Alpensegler (*Micropus m. melba* L.; Macrochires) erfolgte im Rahmen der vergleichenden Studien über den Zusammenhang von Cerebralisation und Ontogenese bei verschiedenen Vogelgruppen, die in der Zoologischen Anstalt in Basel seit Jahren durchgeführt werden und deren Problemstellung PORTMANN (1935, 1938, 1942) dargelegt hat.

Die Gruppe der Segler wurde vor allem darum gewählt, weil einerseits ihr Cerebralisationsgrad dem der Hühnervögel nahe steht, anderseits der Ontogenesetypus klar der Gruppe der Nesthocker angehört, während die Hühner den extremen Typus des Nestflüchters repräsentieren.

Um die Eigenart des Seglers besser zu erfassen, wurde in einer weiteren Arbeit, die später veröffentlicht wird, der Bau des Vorderhirns vom Segler (*Micropus a. apus* L.) vor allem mit demjenigen der Schwalbe und des Haussperlings (*Hirundo rustica* L., *Delichon urbica* L., *Passer domesticus* L.) verglichen. Wir wählten dazu vor allem dasjenige der Schwalben, weil diese in Gestalt und Lebensweise mit den Seglern besonders gut verglichen werden können. Die wichtigsten hier gewonnenen Resultate finden in der vorliegenden Arbeit besonders deshalb Erwähnung, weil die Frage nach den Unterschieden zwischen den gestaltlich und ökologisch so ähnlichen Seglern und Schwalben ein Teil des Problems der Beziehungen zwischen Macrochires und Passerinen im allgemeinen ist.

Unsere vergleichende biometrische Untersuchung über das embryonale und postembryonale Hirnwachstum des Alpenseglers erfolgte in Anlehnung an die Untersuchungen von SUTTER (1943). Sie erfasst die Zeit vom 12. Embryonaltag bis zum 55. Postembryonaltag (Zeitpunkt des Ausfliegens). Das Gesamthirn und die Hirnteile wurden im Frisch- und Trockengewicht quantitativ erfasst und analysentechnisch die von PORTMANN (1942) eingeführte Methode angewendet. In der Auswertung des Zahlenmaterials lehne ich mich ebenfalls an SUTTERS Vorgehen an und verweise auf die dort ausführlich angegebenen Erläuterungen und Ableitun-

gen der angewendeten Formeln. In der Vergleichsführung wurden die Ergebnisse SUTTERS über den Vertreter der Passerinen (*Sturnus vulgaris vulgaris* L.) und denjenigen der Hühnervögel (*Gallus domesticus* L.) verwendet. Die direkte Vergleichsführung wurde durch die analoge Technik und Methodik erleichtert.

Die Nester der Segler sind im allgemeinen ziemlich schwer zugänglich und besonders für die Beschaffung der Alpensegler wirkt der Umstand erschwerend, dass diese in der Schweiz mit wenigen Kolonien vertreten sind.

Bei der Entnahme der Eier und Nestlinge wurde auf das Gedeihen der Kolonien grösste Rücksicht geübt. Die Eier wurden stets gerade zu Beginn der Brutperiode gesammelt, so dass den praktisch ausnahmslos erfolgten Nachgelegen sich noch genügend Zeit zur Entwicklung bot. Das erste nachgelegte Ei fand ich übrigens stets mit grosser Genauigkeit 10—11 Tage nach erfolgter Räumung des ersten Geleges. Zur Beschaffung der Nestlinge wurden Dreiergelege benutzt. Beobachtungen zeigen, dass aus Dreiergelegen in sehr vielen Fällen lediglich zwei Tiere zur Aufzucht gelangen. Durch die Entnahme 1 Nestlings aus solchen Gelegen konnte also eine Beeinträchtigung der Kolonie auf ein Mindestmass beschränkt werden.

Wertvolles Material erhielt ich auch durch Herrn H. Arn in Solothurn, dem ich bei dieser Gelegenheit herzlich danken möchte.

Herrn Prof. Dr. A. PORTMANN, unter dessen Leitung diese Arbeit entstand, danke ich herzlich für die mannigfachen Ratschläge und Hinweise und vor allem auch für die Unterstützung mit Analysenmaterial und sein grosses Entgegenkommen während der Perioden des Aktivdienstes.

LEGENDE

Hemisphären	Hem	————— ————— —————	○
Cerebellum	Cer		◇
Corpora bigemina . . .	Big	- - - - -	△
Stammrest	Str	—————	□
Gesamthirn	tot	————— . ——— . —————	●
Körper	Kpr		
embryonal	e		
postembryonal	pe		
Schlüpftag (21. e-Tag) .	pe 0		
adult	ad		
Alpensegler	As		

1. MATERIAL

Verschiedene Untersuchungen über das durchschnittliche Körpergewicht des Alpenseglers weichen, wenn auch in geringfügiger Weise, voneinander ab. Meine eigenen zahlreichen Wägungen ergaben ein mittleres Gewicht von 93 g. ARN (1945) fand ein durchschnittliches Körpergewicht von 90,65 g. Wie es bei meinen Untersuchungen geschah, hat auch ARN nüchterne Tiere gewogen. HEINROTH (1926) glaubte, dass das Körpergewicht meist über 100 g betrage. Es scheint indessen, dass meine und die Resultate ARNS dem Mittelwert näher kommen als jene HEINROTHS.

Auf Grund von Untersuchungen während zweier Brutperioden, in denen jeweils über 100 Gelege kontrolliert wurden, darf die durchschnittliche Embryonalzeit des Alpenseglers mit 21 Tagen beziffert werden. Nach ARN (1945) beträgt sie 18—23 Tage, im Mittel 20 Tage. Die Nestlingszeit dauert nach eigenen Untersuchungen rund 55 Tage. ARN fand 54 Tage.

Das untersuchte Material besteht aus 50 Embryonen vom 10. Bruttag bis Schlüpftag und 112 Nestlingen vom 2.—55. Postembryontag. Der Adultnorm liegt die Untersuchung von 6 ♂

und 5 ♀ zu Grunde. Das Material wurde zum weitaus grössten Teil aus einer Brutkolonie von rund 130 Nestern gewonnen. Die Kolonie wurde während 2 Brutperioden, in den Jahren 1944 und 1945 täglich kontrolliert, die neu gelegten Eier jeweils datiert und genaues Protokoll geführt. Auf diese Weise wurde es möglich, sicher datierte Embryonalstadien zu erhalten. In gleicher Weise wurde die Postembryonalentwicklung verfolgt und damit auch für diese Periode zuverlässige Daten gewonnen.

Es wurden versuchsweise einige Eier ca. 12 Stunden nach der Ablage dem Nest entnommen und im Brutkasten künstlich weiterbebrütet. Die Entwicklung der Embryonen verlief normal.

2. DAS ADULTHIRN

Tab. 1

Wie beim Star (SUTTER, 1943)¹, zeigen sich auch beim Alpensegler bedeutende individuelle Gewichtsunterschiede. Die gefundenen Mittelwerte dürfen als gesichert betrachtet werden. Der Mittelwert des Gesamthirns beim Weibchen steht 4,3% unter jenem des Männchens. Dieser Gewichtsunterschied scheint mir indessen nicht bedeutungsvoll, besonders aber auch im Hinblick darauf, dass sich unter den 5 Hirnen von Weibchen eines fand, dessen Gewicht beträchtlich über jenen der Männchen steht. Ausserdem tritt dieser Geschlechtsunterschied lediglich bei Hemisphären und Cerebellum in Erscheinung. In der Postembryonalzeit konnte zwischen Männchen und Weibchen kein Hirngewichtsunterschied festgestellt werden. Auch das Körpergewicht zeigt im Gegensatz zu Huhn und Star keinen Geschlechtsunterschied.

Die Gewichtsanteile der einzelnen Hirnteile lassen einen interessanten Unterschied zu den Verhältnissen bei Star und Huhn zutage treten. Während dort der Stammrest gewichtsmässig an zweitoberster Stelle steht, ist es beim Alpensegler das Cerebellum. Im Trockengewicht überwiegt dann allerdings der Stammrest.

¹ Bei allen folgenden Vergleichsführungen mit entspr. Verhältnissen bei Star und Huhn handelt es sich um das Zitat der Arbeit von Dr. E. SUTTER (1943).

TABELLE 1.

Micropus m. melba L. Adulthirn.

		Hem.	Cer.	Big.	Str.	tot.
Frischgewicht mg	♂	679	205	103	184	1171
	♀	653	185	106	188	1132
	m	667	196	105	186	1154
Trockengewicht mg	♂	138,9	48,6	29,2	47,1	263,8
	♀	128,5	41,2	28,8	49,1	247,6
	m ¹	134	45	29	48	256
Trockensubstanzgehalt. %	m	20,0	22,9	27,6	25,8	22,2
Frischgewicht in % d. Stammrestgewichts	m	358	105	56	100	

¹ Abgerundete Mittelwerte.

3. DER ZEITLICHE VERLAUF DES WACHSTUMS GESAMTHIRN.

Frischgewicht (Abb. 1, 9; Tab. 1, 2, 3, 9).

In dem untersuchten Abschnitt der Embryonalentwicklung, vom 12.—21. Tag (Schlüpfstag) lassen sich in bezug auf die Wachstumsgeschwindigkeit 2 Etappen unterscheiden. Vom 12.—18. Tag nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit deutlich ab. Am 18. Tag erfährt sie eine starke Steigerung und bleibt bis zum Schlüpfen konstant. In der Zeit des untersuchten embryonalen Entwicklungsabschnittes wird das Hirngewicht um das 3,72 fache vermehrt und erreicht am Schlüpfstag 9,4% seines Adultwertes. Sein prozentualer Anteil am Adultgewicht beträgt am 12. Embryonaltag bloss 2,5%. Die Wachstumsgeschwindigkeit des Gesamthirns nimmt nach dem Schlüpfen abermals beträchtlich zu und wird gesteigert bis zum 3. Postembryonaltag, worauf sie kontinuierlich abzunehmen beginnt. Dieses Verhalten steht im Gegensatz zu den entsprechenden Gegebenheiten bei Star und Huhn (Konstante Wachstumsgeschwindigkeit beim Star und stetige Abnahme beim Huhn). Allerdings weist SUTTER bereits darauf hin, dass seine Werte beim Star, soweit sie vom Mittel abweichen, eher auf eine geringe Beschleunigung

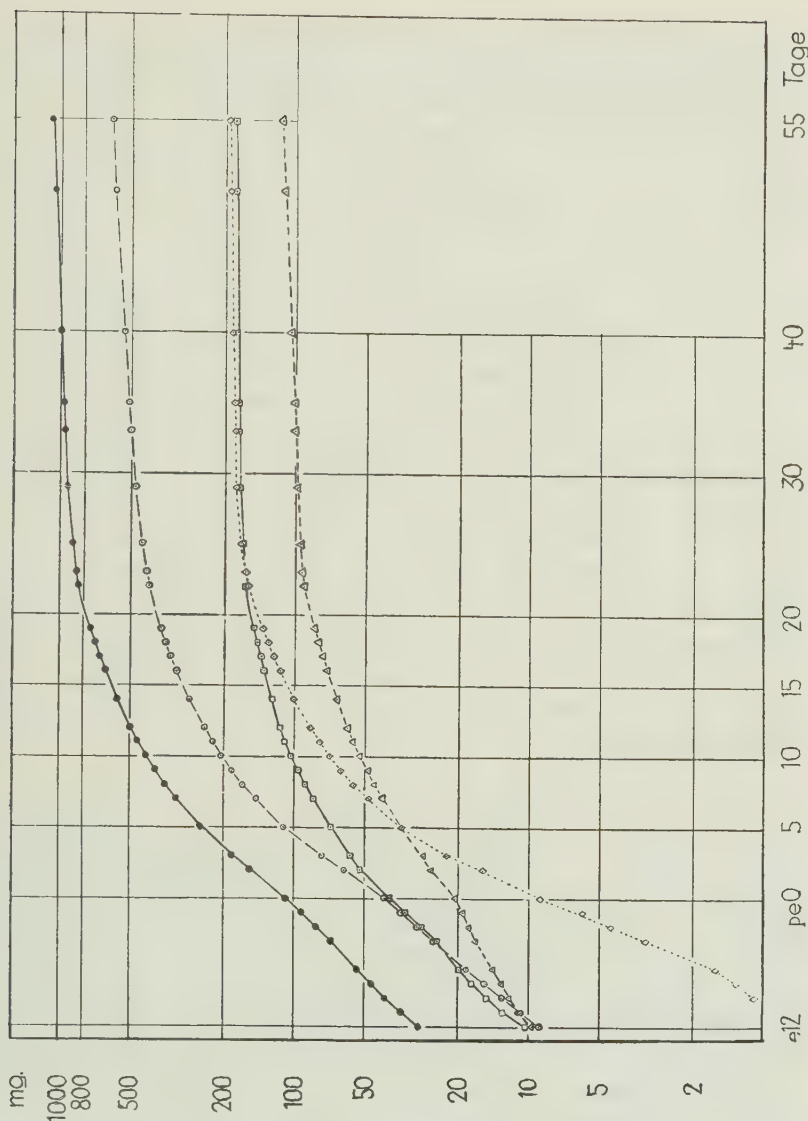


Abb. 1.

Wachstum des Hirns und der Hirnteile. Frischgewicht.

gung der Wachstumsgeschwindigkeit in den letzten Embryonal-
tagen hinweisen. Die Vorbereitungszeit auf den Schlüpfakt ist
also vor allem gekennzeichnet durch eine Intensivierung des
Hirnwachstums und auch des Körperwachstums, wie später noch

näher dargelegt werden soll. Wie beim Star, so ist auch beim Alpensegler nach dem Schlüpfen eine nochmalige Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit festzustellen. Gleiches Verhalten nach dem Schlüpfen wie das Gesamthirn zeigen Hemisphären und Corpora bigemina. Das Cerebellum und der Stammrest verhalten sich anders. Die Wachstumsintensivierung in den ersten postembryonalen Tagen ist sehr bedeutend. Am 3. Tag ist das Hirngewicht gegenüber dem Wert vom Schlüpftag um das 1,68 fache vermehrt, am 5. Tag um das 2,29 fache und am 10. Tag beträgt der Vermehrungsfaktor bereits 3,92. Die Gewichtszunahme in den ersten 3 Postembryonaltagen ist rund doppelt so gross wie in den 3 letzten Embryonaltagen: 39,6 mg vom 18. Embryonaltag bis Schlüpftag und 75,0 mg vom Schlüpftag bis 3. Postembryonaltag. Wie beim Star, ist also auch beim Alpensegler das späte embryonale Wachstum bedeutend weniger ertragreich als das frühe postembryonale. In der Postembryonalentwicklung des Gesamthirns konnte ein Uebergewicht, wie es SUTTER beim Star fand, nicht festgestellt werden. Einzig die Corpora bigemina zeigen am 40. Tag gegenüber der Adultnorm ein Uebergewicht von 1,33%, am 55. Tag ein solches von rund 9%. Der geringe Anteil der Corpora bigemina am Gesamthirn lässt jedoch dieses Uebergewicht hier nicht in Erscheinung treten.

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt (Abb. 2, 8; Tab. 1, 10).

Im Gegensatz zur Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit des Frischgewichts innerhalb der untersuchten Embryonalperiode ergab die Untersuchung der Trockengewichtszunahme konstante Wachstumsgeschwindigkeit vom 12. Embryonaltag bis Schlüpftag. Das Trockengewicht wird in dieser Zeit um das 3,02 fache vermehrt. Wie bei der Frischgewichtszunahme zeigt auch hier die frühe postembryonale Entwicklung eine starke Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit. Diese dauert bis zum 3. Postembryonaltag, worauf sie wiederum abnimmt. Ihr weiterer Verlauf entspricht weitgehend jenem der Hemisphären. Das Trockengewicht vom Schlüpftag wird bis zur Erreichung des Adultzustands um das 16,4 fache vermehrt. Der entsprechende Wert für das Frischgewicht beträgt 10,52.

Während der Star in den letzten 5 Embryonal- und den ersten 6 Postembryonaltagen einen unveränderten Trockensubstanz-

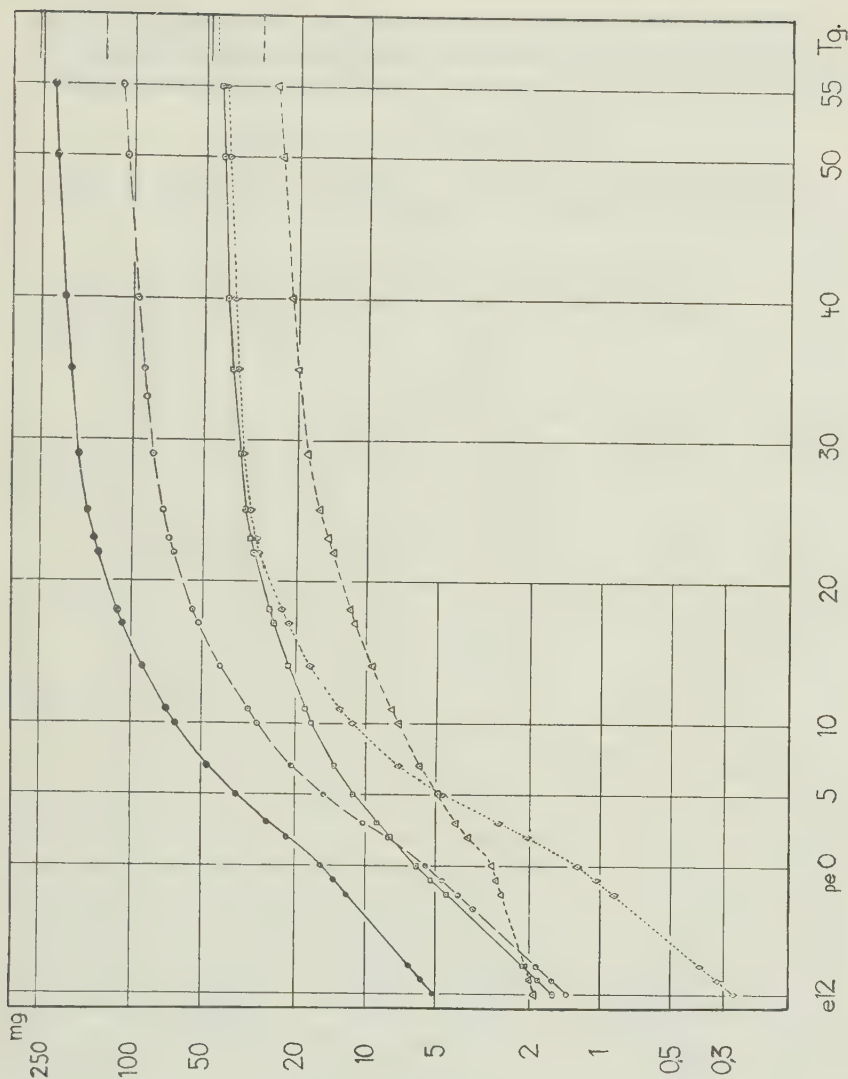


Abb. 2.

Wachstum des Hirns und der Hirnteile. Trockengewicht.

gehalt aufweist, bietet dieser Abschnitt beim Alpensegler ein anderes Bild. Der Trockensubstanzgehalt sinkt bei allen Hirnteilen mit Ausnahme des Stammrestes, der ein völlig eigenes Verhalten zeigt, kontinuierlich vom 12. Embryonaltag bis ungefähr zum

2. Postembryonaltag ab. Vom 2. Tag an beginnt der Trockensubstanzgehalt stetig anzusteigen und erreicht am 55. Tag (Ende der untersuchten Postembryonalperiode) 86,7 % der Adultnorm.

TABELLE 2.

Micropus m. melba L. Vermehrungsfaktoren des Hirnfrisch- und Trockengewichts und des Körpergewichts.

Frischgewicht						
Altersabschnitt	Hem.	Cer.	Big.	Str.	total	Kpr.
e 12—15	1,71	2,60	1,34	1,69	1,59	8,12
15—18	1,66	2,46	1,29	1,41	1,47	
18—21	1,60	2,78	1,21	1,60	1,56	
12—21	4,55	17,80	2,10	3,85	3,72	
pe 0—5	2,70	3,93	1,71	1,78	2,29	17,98
5—10	1,83	2,02	1,50	1,46	1,71	
10—15	1,46	1,51	1,31	1,26	1,40	
15—20	1,32	1,34	1,24	1,19	1,29	
20—25	1,14	1,18	1,10	1,07	1,13	
25—35	1,13	1,05	1,07	1,05	1,09	
35—55	1,18	1,06	1,12	1,02	1,12	
55—ad	1,09	1,01	0,91	1,03	1,05	
0—ad	16,26	22,02	5,14	4,73	10,52	
Trockengewicht						
e 12—21	3,92	4,59	1,52	3,75	3,02	
pe 0—5	2,72	3,83	1,69	1,86	2,93	
5—10	1,94	2,47	1,49	1,51	1,81	
10—15	1,54	1,64	1,37	1,32	1,48	
15—20	1,34	1,38	1,28	1,20	1,32	
20—25	1,22	1,22	1,25	1,18	1,21	
25—35	1,21	1,14	1,25	1,15	1,19	
35—55	1,25	1,13	1,23	1,13	1,20	
55—ad	1,18	1,10	1,16	1,11	1,15	
0—ad	24,30	37,50	10,00	8,00	16,40	

STAMMREST.

Frischgewicht (Abb. 1, 3, 4, 6; Tab. 2, 3, 4, 9).

Der Stammrest bildet zu Beginn der untersuchten Embryonalperiode den schwersten Hirnteil. Er wiegt hier 10,2 mg, d. s. 5,4%

seines Adultgewichts. Die Reihenfolge der Hirnteile in bezug auf ihr Gewicht wechselt in der Zeit vom 12. Embryonaltag bis Schlüpftag zweimal:

- 12. Tag: Stammrest, Mittelhirn, Hemisphären, Cerebellum.
- 14. Tag: Stammrest, Hemisphären, Mittelhirn, Cerebellum.
- 18. Tag: Hemisphären, Stammrest, Mittelhirn, Cerebellum.

Beim Star steht bereits am 8. e-Tag das Gewicht der Hemisphären an erster Stelle während es beim Alpensegler erst am 18. e-Tag hierher rückt.

Am 23. Postembryonaltag wird das Gewicht des Stammrestes von demjenigen des Cerebellum übertroffen. Ich erinnere hier daran, dass das Cerebellum beim adulten Alpensegler gewichtsmässig über dem Stammrest steht. Sowohl bei Huhn wie Star liegt das Gewicht des Stammrestes bedeutend über jenem des Cerebellum. Ein Zusammenhang mit der extremen Spezialisierung der Segler als ausdauernde Flieger ist wohl nicht zu verkennen.

Vom 12.—18. Embryonaltag weist das Stammrestwachstum abnehmende Geschwindigkeit auf. Vom 18. e-Tag an erfolgt Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit, die bis zum Schlüpfen ungefähr konstant bleibt. Dem Stammrest analoges Verhalten zeigen Gesamthirn und Körper. Von den drei (ausser Cerebellum) Hirnteilen, die in der früheren und teilweise auch in der späteren Embryonalperiode eine Wachstumsgeschwindigkeit mit sinkender Tendenz aufweisen, ist diese vom 12.—18. Embryonaltag beim Stammrest am deutlichsten ausgeprägt. Am Schlüpftag beträgt das Gewicht des Stammrestes 39,3 mg, d. h. 21,1% seines Adultgewichts. Die Gewichtszunahme seit dem 12. e-Tag beträgt 29,1 mg. Er vermehrt also sein Anfangsgewicht (12.e-Tag) um das 3,85 fache. Dies entspricht ungefähr der Zunahme des Gesamthirngewichts, das sich in dieser Zeit um das 3,72 fache vermehrt.

Nach dem Schlüpfen nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit wiederum stetig ab. Der Stammrest zeigt von allen Hirnteilen den ausgeglichensten Wachs-

TABELLE 3.

Micropus m. melba L. Gewicht des Hirns, der Hirnteile (Frischgewicht) und des Körpers in % des Adultgewichts.

Alter	Hem.	Cer.	Big.	Str.	tot.	Kpr.
e 12	1,3	0,25	9,2	5,4	2,5	0,6
pe 0	6,1	4,5	19,4	21,1	9,4	5,4
pe 10	30,5	36,1	50	55,3	37,2	44,0
29	72,7	91,5	93,7	92,3	80,9	104,0
55	91,5	98,9	109,0	97,0	95,2	103,1

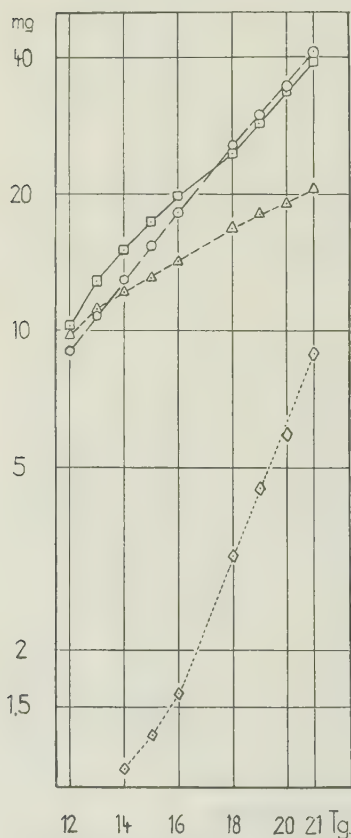


Abb. 3.

Wachstum der Hirnteile. 12. e-Tag bis 21. e-Tag. Frischgewicht.

tumsverlauf. Am 55. Postembryonaltag, d. h. im Moment des Ausfliegens, erreicht der Stammrest 97% seines Adultfrischgewichts. Wie beim Star, ist der postembryonale Wachstumsertrag des Stammrestes bedeutend niedriger als bei Hemisphären und Cerebellum. Dagegen ist er auch etwas niedriger als jener der Corpora bigemina, was einen grundsätzlichen Unterschied zu den Verhältnissen beim Star darstellt. Damit steht also der Stammrest bezüglich seines Wachstumsertrags von allen Hirnteilen an letzter Stelle. Sein ausgeglichener Wachstumsverlauf beim Alpensegler deckt sich mit den entsprechenden Verhältnissen beim Star. Die Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit in der Postembryonalzeit ist beim Stammrest bedeutend weniger intensiv als bei Hemisphären und Cerebellum; sie entspricht grundsätzlich dem Verhalten der

Wachstumsgeschwindigkeit der Corpora bigemina in der nämlichen Entwicklungsperiode.

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt (Abb. 2, 5, 7, 8; Tab. 2, 10).

Die Wachstumsgeschwindigkeit des Trockengewichts in der untersuchten Embryonalzeit zeigt Konstanz. Gegenüber dem Wert am 12. Embryonaltag wird das Trockengewicht bis zum Schlüpftag um das 3,75 fache vermehrt. Mit dem Vermehrungsfaktor 3,92 der Hemisphären für die nämliche Periode stehen also die Wachstumserträge der beiden Hirnteile nicht weit auseinander. Bis zum ersten Postembryonaltag zeigt die Wachstumsgeschwindigkeit des Stammrestes ein geringes Absinken und bleibt dann konstant bis zum 5. Postembryonaltag. Hierauf wird sie erneut verringert, jedoch bedeutend weniger intensiv als jene von Hemisphären und Cerebellum und zeigt ungefähr gleiche Tendenz wie die der Corpora bigemina. Am 55. Postembryonaltag hat der Stammrest 89,7% seines Adulttrockengewichts erreicht und steht also mit dem Cerebellum (90,8%) ungefähr auf gleicher Höhe. Hemisphären (84,3%) und Corpora bigemina (85,8%) stehen gegenüber dem Stammrest an diesem Tag noch relativ weit zurück. Interessant scheint die Tatsache, dass im Adulthirn die Corpora bigemina den höchsten Trockensubstanzgehalt aufweisen, und nicht der Stammrest, wie es beim Star der Fall ist. Der Unterschied beträgt rund 2%. Es mag bei dieser Gelegenheit nochmals daran erinnert werden, dass auch das absolute Frischgewicht des Cerebellum in Adultzustand über jenem des Stammrestes steht; das absolute Trockengewicht des Cerebellum liegt hingegen 2,8 mg unter jenem des Stammrestes. Die Wachstumsweisen von Trockengewicht und Frischgewicht weisen in der Postembryonalperiode keine bedeutenden Unterschiede auf. Einzig vom 1.—5. Postembryonaltag bleibt die Wachstumsgeschwindigkeit der Trockensubstanz konstant, während sie für das Frischgewicht in diesem Zeitraum abnimmt. Beachtung verdient auch das eigenartige Verhalten des Stammrestes in bezug auf seinen Trockensubstanzgehalt in der Embryonalzeit. Während bei allen übrigen Hirnteilen der Trockensubstanzgehalt vom 12. e-Tag bis Schlüpftag und teilweise auch darüber hinaus stetig abnimmt, weist die entsprechende Kurve des Stammrestes in diesem Zeitraum gestreckte S-Form auf.

Der Trockensubstanzgehalt nimmt ab vom 12.—14. Tag, steigt dann wieder an bis zum 18. Tag um hierauf erneut bis zum Schlüpf-tag leicht abzusinken. Nach dem Schlüpfen steigt der Trockensubstanzgehalt ohne Unterbruch oder temporäre Intensivierung allmählich an. In der Postembryonalperiode zeigen Stammrest und Hemisphären die ausgeglichenste Trockensubstanzzunahme.

CORPORA BIGEMINA.

Frischgewicht (Abb. 1, 3, 4, 6; Tab. 2, 9).

Die Corpora bigemina weisen an 12. Embryonaltag ein Gewicht von 9,7 mg auf. Mit 9,2% des Adultgewichts stehen sie an diesem Tag von allen Hirnteilen der Adultnorm am nächsten. Die grosse Aehnlichkeit ihres allgemeinen Wachstumsverlaufs mit jenem des Stammrestes ist deutlich. Vom 12. Embryonaltag bis zum 2. Postembryonaltag zeigen sich jedoch bedeutende Unterschiede. Während das Stammrestwachstum, wie bereits beschrieben, eine Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit bis zum 18. Embryonaltag zeigt, weist diese bei den Corpora bigemina während der ganzen untersuchten Embryonalentwicklung sinkende Tendenz auf. Am Schlüpf-tag haben die Corpora bigemina mit 20,4 mg Gewicht bereits 19,4% ihrer Adultnorm erreicht und stehen damit bloss 1,7% hinter dem entsprechenden Wert des Stammrestes. Diese beiden Werte stehen sehr hoch über jenen der Hemisphären (6,1%) und Cerebellum (4,5%). Es wird damit schon klar, dass die Entwicklung der letzten beiden Hirnteile zur Hauptsache nicht in der Embryonalzeit stattfindet, sondern zum weitaus grössten Teil in die Postembryonalperiode verlegt ist.

Vom Schlüpf-tag an erfährt die Wachstumsgeschwindigkeit der Corpora bigemina eine sehr starke Steigerung bis zum 2. Postembryonaltag, worauf sie absinkt. Es zeigt sich in dem soeben besprochenen Entwicklungsabschnitt ein wesentlicher Unterschied im Verhalten von Corpora bigemina und Stammrest, indem der Stammrest bereits vom Schlüpf-tag an sinkende Wachstumsgeschwindigkeit aufweist. Die Periode der gesteigerten Wachstumsgeschwindigkeit ist beim Stammrest in ihrem Beginn gegenüber den Verhältnissen bei den Corpora bigemina um 3 Tage vorverschoben und damit in die Embryonalzeit verlegt; sie dauert

so 1 Tag länger als bei den Corpora bigemina. Gemäss dem hohen prozentualen Anteil der beiden besprochenen Hirnteile an ihrer Adultnorm am Schlüpftag verläuft ihr gesamtes postembryonales Wachstum bedeutend flacher als bei Hemisphären und Cerebellum. Am 5. Postembryontag werden die Corpora bigemina vom Cere-

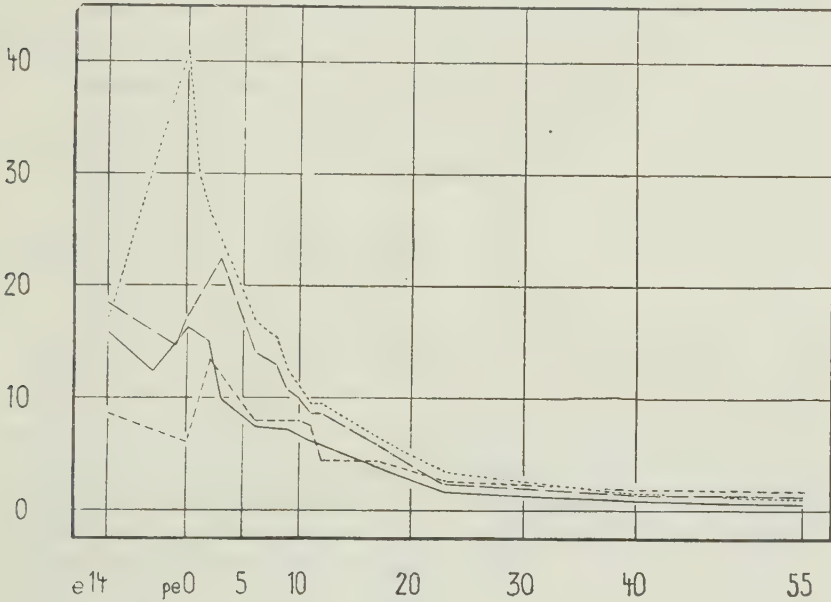


Abb. 4.

Wachstumsgeschwindigkeit der Hirnteile. Frischgewicht.

bellum gewichtsmässig übertroffen. Vom 5.—35. Postembryontag erscheint der Wachstumsverlauf der Corpora bigemina beinahe parallel mit jenem des Stammrestes. Ihre Wachstumsgeschwindigkeit überwiegt jene des Stammrestes etwas. Während nun der Stammrest die Tendenz der sinkenden Wachstumsgeschwindigkeit unverändert beibehält, zeigen die Corpora bigemina nach der 5. Postembryonalwoche eher konstante Wachstumsgeschwindigkeit, die bis zum Ende der praejuvenilen Entwicklungsperiode anhält. Hier (55. Postembryontag) weisen die Corpora bigemina ein Mehrgewicht von 9 % gegenüber ihrer Adultnorm auf. Bis zu welchem Zeitpunkt der Juvenilzeit diese Uebergewichtszunahme noch

andauert, kann natürlich hier nicht entschieden werden. Der Vergleich mit dem Trockengewichtswachstum zeigt, dass die Ursache des Uebergewichts im Wassergehalt zu suchen ist. Wie bereits bei der Besprechung des Wachstums des Gesamthirns erwähnt, bilden die Corpora bigemina den einzigen Hirnteil, der dieses Phänomen aufweist.

TABELLE 4.

Micropus m. melba L. Hirngewicht in % des Körpergewichts.

Alter	Hem.	Cer.	Big.	Str.	total
e 12	1,40	0,07	1,51	1,59	4,59
pe 0	0,78	0,17	0,39	0,75	2,10
ad	0,71	0,21	0,11	0,2	1,24

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt (Abb. 2, 5, 7, 8; Tab. 1, 2, 3, 10).

Wie alle anderen Hirnteile zeigen die Corpora bigemina in der untersuchten Embryonalperiode konstante Wachstumsgeschwindigkeit des Trockengewichts. Die Corpora bigemina vermehren ihr Trockengewicht in der Embryonalzeit weitaus am geringfügigsten. Ihr Vermehrungsfaktor für diese Zeitspanne beträgt 1,52 gegenüber den bedeutend höheren Werten von 3,92, 4,59 und 3,75 bei Hemisphären, Cerebellum und Stammrest. Trotz dieses sehr geringen embryonalen Wachstumsertrags beträgt ihr prozentualer Anteil am Adulttrockengewicht am Schlüpftag bereits 10%. Der Stammrest hat an diesem Tag 12,5% seines Adulttrockengewichts erreicht während Hemisphären und Cerebellum weit niedrigere Werte, nämlich 4,1% und 2,7% aufweisen. Die gegensätzlichen Verhaltensweisen von Corpora bigemina und Stammrest einerseits und Hemisphären und Cerebellum andererseits treten auch hier wiederum deutlich hervor.

Im gesamten entspricht der Verlauf des Trockengewichtswachstums der Corpora bigemina durchaus jenem des Frischgewichtswachstums, wenn auch die Kurve beim ersten bedeutend flacher ist. Nach dem Schlüpfen erfolgt eine starke Steigerung der Geschwindigkeit bis zum 2. Postembryonaltag, worauf sie absinkt, was weniger intensiv erscheint als im entsprechenden Abschnitt

des Frischgewichtswachstums. Ein Uebergewicht an Trockensubstanz gegenüber der Adultnorm tritt nicht in Erscheinung. Mit leichter Tendenz zur Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit steht das Trockengewichtswachstum in diesem Entwicklungsabschnitt im Gegensatz zur Frischgewichtszunahme. Das Uebergewicht der Frischsubstanz, in unserem Falle also der höhere Wassergehalt der Corpora bigemina in diesem Zeitraum gegenüber dem Adultzustand, ist wahrscheinlich darin zu suchen, dass die Corpora bigemina in der späteren Postembryonalperiode gegenüber dem Adultzustand

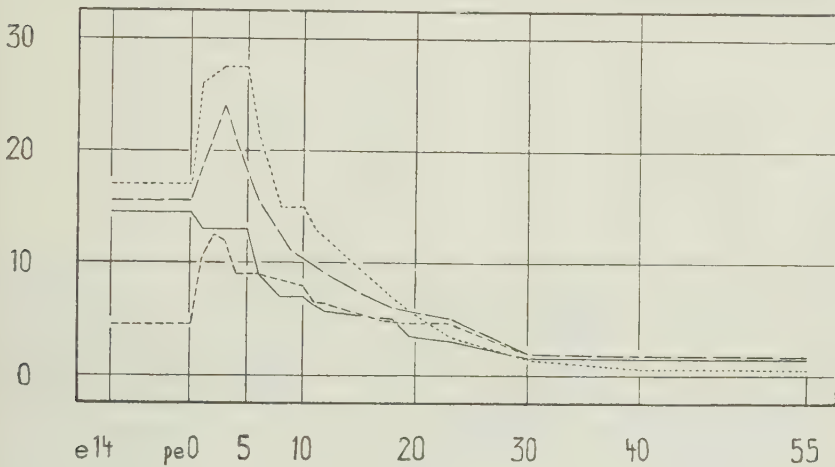


ABB. 5.

Wachstumsgeschwindigkeit der Hirnteile. Trockengewicht.

grössere Ventrikel aufweisen, die, wie alle Hirnventrikel, mit Liquor gefüllt sind.

Die Corpora bigemina besitzen am 12. Embryonaltag bereits 6,5% ihrer Adulttrockensubstanz, die Hemisphären an diesem Tag bloss 1,04% und das Cerebellum 0,6%. Trotzdem weisen die Hemisphären am 55. Postembryonaltag fast den gleichen Wert wie die Corpora bigemina (85,8%), nämlich 84,3% und das Cerebellum sogar 90,8% auf.

Der Trockensubstanzgehalt der Corpora bigemina sinkt vom 12. Embryonaltag bis zum 2. Postembryonaltag ab und bleibt konstant bis zum 10. Tag. Hierauf erfolgt ein leichter Anstieg bis zum 22. Tag. Vom 22. zum 25. Tag steigt der Gehalt stark an. Nach dem 25. Tag folgt eine Periode kontinuierlicher Zunahme.

Die allgemeinen Proportionsverschiebungen des Trockengewichts sind am 55. Postembryonaltag, wo nach übereinstimmenden Untersuchungen von ARN (1945) und mir der junge Alpensegler das Nest in flugfähigem Zustand verlässt, noch bei weitem nicht abgeschlossen. Die Corpora bigemina weisen im Adultzustand den höchsten Trockensubstanzgehalt aller Hirnteile auf, nämlich 27,6%. Am 55. Postembryonaltag besitzen sie erst einen solchen von 21,7%. Sie stehen entwicklungsmässig von allen Hirnteilen am weitesten zurück.

Die folgende Zusammenstellung diene als Vergleich:

	Trockensubstanzgehalt		
	55. Tag	adult	Diff.
Hemisphären	18,4 %	20,0 %	1,6 %
Cerebellum	21,0 %	22,9 %	1,9 %
Stammrest	23,8 %	25,8 %	2 %
<i>Corpora bigemina</i>	21,7 %	27,6 %	5,9 %

Die entwicklungsmässige Sonderstellung der Corpora bigemina, die bereits im Vorhandensein eines Mehrgewichts am Ende der praejuvenilen Entwicklungsperiode angedeutet wird, kommt hier prägnant zum Ausdruck. Der trotz dieses Mehrgewichts an Frischsubstanz noch relativ kleine Wert des Trockensubstanzgehalts scheint ebenfalls auf die Existenz voluminöserer Ventrikel, als sie im Adultzustand vorhanden sind, hinzuweisen. Untersuchungen über das Wachstum der Augen im Frisch — und Trockengewicht liessen keine Beziehungen zur Wachstumsart der Corpora bigemina erkennen.

CEREBELLUM.

Frischgewicht (Abb. 1, 3, 4, 6; Tab. 2, 3, 4, 9; Abb. 20-23).

Das Cerebellum weist am 12. Embryonaltag ein Frischgewicht von 0,5 mg auf, d. h. 0,25% seines Adultfrischgewichts. Auf dieser Stufe stellt es also den absolut und relativ kleinsten Hirnteil dar. Entsprechend der allgemeinen Regel, dass Organe mit geringer Anfangsgrösse intensives Wachstum aufweisen, verhält sich das Wachstum des Cerebellum. In seinem ganzen Wachstumsverlauf steht das Cerebellum demjenigen der Hemisphären am nächsten. Als einziger Hirnteil weist es in der gesamten untersuchten Embryonalzeit steigende Wachstumsgeschwindigkeit auf. Diese an-

nähernd konstante Wachstumsintensivierung dauert also 9 Tage, während sie beim Star, der ähnliches cerebellares Verhalten aufweist, bloss 1 Tag dauert: vom Schlüpftag bis zum 1. Postembryontag. Beim Schlüpfen ist sein Gewicht immer noch absolut und relativ das kleinste von allen Hirnteilen, obschon es sein Gewicht in der Embryonalzeit (12. bis 21. e-Tag) um das 17,8 fache vermehrt hat und nun ein Gewicht von 8,9 mg aufweist. Es ver-

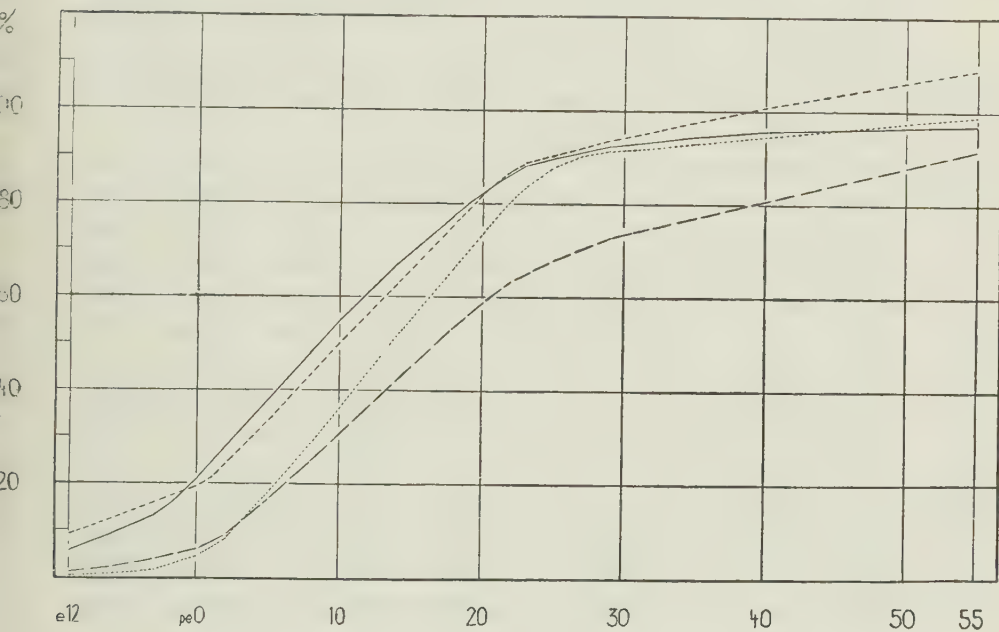


ABB. 6.

Frischgewicht der Hirnteile in Prozenten ihres Adultgewichts.

mehrt also sein Anfangsgewicht rund 4 mal mehr als die Hemisphären, die an sich schon einen Vermehrungsfaktor aufweisen, der bedeutend über jenem von Corpora bigemina und Stammrest steht.

Der Vergleich mit den Verhältnissen beim Star zeigt, dass das Cerebellum beim Alpensegler in der Embryonalzeit jedenfalls grössere Wachstumsintensität aufweist als dort. Ein Vergleich mit den embryonalen Verhältnissen beim Star ist allerdings insofern schwer zu führen als dieser eben eine weit geringere Embryonalzeit hat und zudem von dieser aus technischen Gründen lediglich die fünf letzten Tage untersucht werden konnten.

Am Schlüpftag erreicht die Wachstumsgeschwindigkeit beim Cerebellum den weitaus höchsten Wert von allen Hirnteilen (41,0). Die Hemisphären kommen ihm am 3. Postembryontag mit 22,5 am nächsten. Nach dem Schlüpfen sinkt die Wachstumsgeschwindigkeit rapid ab. Sie erreicht bereits am 1. Postembryontag den Wert 30,1, am 6. Tag den Wert 17,1. Doch wird seine Wachstumsgeschwindigkeit erst am 35. Postembryontag übertroffen von jener der Corpora bigemina und erst am 45. Tag von jener der Hemisphären. Trotz der raschen Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit nach dem Schlüpfen wird das Gewicht des Kleinhirns in den ersten 5 Tagen der Postembryonalzeit um das 3,93 fache vermehrt. Der gesamte postembryonale Wachstumsertrag des Cerebellum entspricht ungefähr demjenigen beim Star. Alpensegler: 22,02; Star: 23,3. Wie in der Embryonalzeit, so ist auch der Wachstumsertrag des Cerebellum in der postembryonalen Entwicklung weitaus der höchste von allen Hirnteilen. Am nächsten kommt ihm der Ertrag der Hemisphären mit dem entsprechenden Vermehrungsfaktor 16,26. Für Corpora bigemina und Stammrest ergeben sich die relativ sehr geringen Werte 5,14 resp. 4,73. Auch hier zeigt sich wieder das ähnliche Verhalten von Cerebellum und Hemisphären einerseits und Corpora bigemina und Stammrest anderseits. Am 55. Postembryontag besitzt das Cerebellum bereits 98,9% seines Adultfrischgewichts und steht damit gewichtsmässig auf der gleichen Entwicklungsstufe wie der Stammrest, der an diesem Tag 97% seiner Adultnorm an Frischgewicht erreicht hat. Vergleicht man nun die beiden entsprechenden Anfangswerte, kann

TABELLE 5.

Micropus m. melba L. Vergleich von Hirn- und Körperwachstum.
Wachstumskonstante α .

Altersabschnitt	Hem.	Cer.	Big.	Str.	total
e 12—15	0,69	1,23	0,37	0,68	0,60
15—18	0,96	1,71	0,48	0,66	0,75
18—21	0,60	1,28	0,24	0,59	0,56
pe 0—5	0,66	0,91	0,36	0,38	0,55
5—10	1,08	1,26	0,72	0,68	0,95
10—29	1,00	1,08	0,72	0,59	0,90

man sich ein Bild von dem enorm unterschiedlichen Wachstumsverhalten dieser beiden Hirnteile machen:

Das Cerebellum besitzt am 12. Embryonaltag wie bereits festgestellt, bloss 0,25% seines Adultfrischgewichts, der Stammrest aber bereits 5,4%. Am Schlüpftag hat sich das Verhältnis kaum geändert: das Cerebellum steht mit seinem Wert von 4,5% sehr weit unter jenem des Stammrestes, der hier bereits 21,1% seines Adultfrischgewichts erreicht hat.

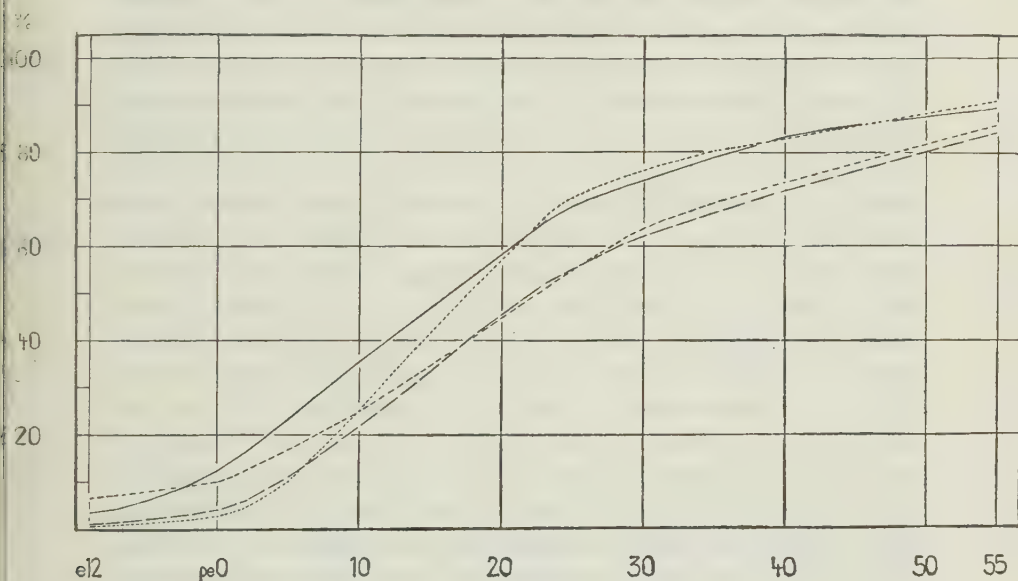


ABB. 7.

Trockengewicht der Hirnteile in Prozenten ihres Adultgewichts.

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt (Abb. 2, 5, 7, 8; Tab. 2, 10).

Das Trockengewicht nimmt in der untersuchten Embryonalzeit mit konstanter Geschwindigkeit zu. Das Cerebellum verhält sich also hier wie alle anderen Hirnteile. Wie beim Frischgewichtswachstum zeigt auch der Ertrag an Trockengewicht in der Embryonalzeit den höchsten Wert. (Vergl. Tab. 2.) Der prozentuale Anteil am Adulttrockengewicht beträgt am Schlüpftag 2,7% und steht damit von allen Hirnteilen am weitesten zurück. Die Wachstumsgeschwindigkeit wird nach dem Schlüpfen stark gesteigert

bis zum 3. Tag und bleibt dann konstant bis zum 5. Tag, worauf sie abzusinken beginnt. Nach dem 10. Tag verringert sich die Geschwindigkeit bedeutend rascher als im entsprechenden Abschnitt des Frischgewichtswachstums. Die absteigende Kurve schneidet nacheinander jene der Hemisphären (20. Tag), der Corpora bigemina (ungef. 21. Tag) und die Stammrestkurve am 28. Tag. Am 55. Tag besitzt das Cerebellum 90,8% seines Adulttrockengewichts und steht damit auf gleicher Höhe wie der Stammrest mit 89,7%. Wie bei allen anderen Hirnteilen, ausser dem Stammrest, sinkt der Trockensubstanzgehalt in der Embryonalzeit stetig ab und zwar beim Cerebellum weitaus am intensivsten. Diese Abnahme dauert bis zum 3. Postembryonaltag. Von hier weg erfolgt intensive Steigerung bis zum 6. Tag, worauf die Zunahme kontinuierlich verläuft. Der Trockensubstanzgehalt des Cerebellum am Schlüpftag mit rund 14% entspricht jenem der Corpora bigemina. Er ist etwas höher als derjenige der Hemisphären und niedriger als jener des Stammrestes. Am 3. Postembryonaltag erreicht der Trockensubstanzgehalt des Cerebellum seinen und aller Hirnteile tiefsten Stand, nämlich 12% (adult 22,9%). Am 55. Postembryonaltag fehlen ihm gegenüber der Adultnorm noch 1,9%. Der Vergleich mit den entsprechenden Werten von Hemisphären, Corpora bigemina und Stammrest veranschaulicht die enorme Wachstumsleistung des Cerebellum in der Postembryonalphase besonders deutlich. Schon am 5. Postembryonaltag überholt es nacheinander Hemisphären und Corpora bigemina und nähert sich am 15. Tag mit rund 17% Trockensubstanzgehalt dem Stammrestwert. Vom 6. bis 30. Tag steht sein Trockensubstanzgehalt weit über demjenigen der Corpora bigemina. Im Adultzustand dagegen steht der Trockensubstanzgehalt der Corpora bigemina von allen Hirnteilen an erster und derjenige des Cerebellum an dritter Stelle. Diese Entwicklungsphase zeigt sich gegenüber dem Adultzustand in dieser Hinsicht besonders stark disproportioniert. Es dauert also bis fast in die Mitte der 5. Postembryonalwoche bis hierin Adultähnlichkeit erreicht wird.

HEMISPHEREN.

Frischgewicht (Abb. 1, 3, 4, 6; Tab. 2, 3, 4, 9).

Das Hemisphärogewicht am 12. Embryonaltag beträgt 9 mg, das sind 1,3% des Adultgewichts. Von den Hirnteilen stehen sie

damit gewichtsmässig an dritter Stelle. Die Wachstumsgeschwindigkeit der Hemisphären nimmt bis zum 20. Embryonaltag ab und steigt dann bis zum 3. Postembryonaltag ziemlich gleichmässig an. Entsprechend der allgemeinen Regel über die Beziehungen zwischen Anfangsgewicht eines Organs und dessen Wachstumsintensität (vergl. die Beschreibung des cerebellaren Wachstums) verhalten sich bis zu einem gewissen Grad auch die Hemisphären. SUTTER hat dies beim Hemisphärenwachstum des Stars nicht bestätigen können. Unsere Feststellung weist also auf tiefere strukturelle Unterschiede der Hemisphären in beiden Gruppen hin. Hemisphären und Cerebellum, die beim adulten Alpensegler die beiden grössten Hirnteile bilden, stehen zu Beginn des untersuchten Entwicklungsabschnitts gewichtsmässig zuunterst. Entsprechend ihres relativ geringen Anfangsgewichts erreicht der Wachstumsertrag während der Embryonalzeit einen höheren Wert als bei den anderen Hirnteilen.

Vermehrungsfaktoren: 12. e-Tag bis Schlüpftag.

<i>Hemisphären</i>	4,55
<i>Cerebellum</i>	17,80
<i>Corpora bigemina</i>	2,10
<i>Stammrest</i>	3,85

Hemisphären und Cerebellum entsprechen einander in ihrer embryonalen Wachstumsweise weitgehend. Allerdings ist der Gegensatz zum Stammrest nicht sehr auffällig. Nach dem 3. Postembryonaltag nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit der Hemisphären stark ab. Sie steht aber immer noch hoch über jener von Corpora bigemina und Stammrest und wird bloss von der cerebellaren Wachstumsgeschwindigkeit übertroffen. Erst am 22. Postembryonaltag sinkt ihre Geschwindigkeit ab unter jene der Corpora bigemina. Vom 12. Embryonaltag bis nach Ende der 3. Postembryonalwoche sind es also Hemisphären und Cerebellum, die die höchsten Werte der Wachstumsgeschwindigkeit aufweisen. Das wird auch deutlich beim Vergleich der Vermehrungsfaktoren. Vom Schlüpftag bis zum 10. Postembryonaltag vermehren die Hemisphären ihr Gewicht um das 4,96 fache, das Cerebellum um das 7,96 fache. Sehr viel tiefer liegen hier die Werte von Stammrest (2,62) und Corpora bigemina (2,57).

Die Hemisphären haben am 10. Postembryonaltag trotz ihres

relativ raschen Wachstums erst 30,5% (Schlüpfstag: 6,1%) und das Cerebellum 36,1% (Schlüpfstag: 4,5%) ihres Adultfrischgewichts

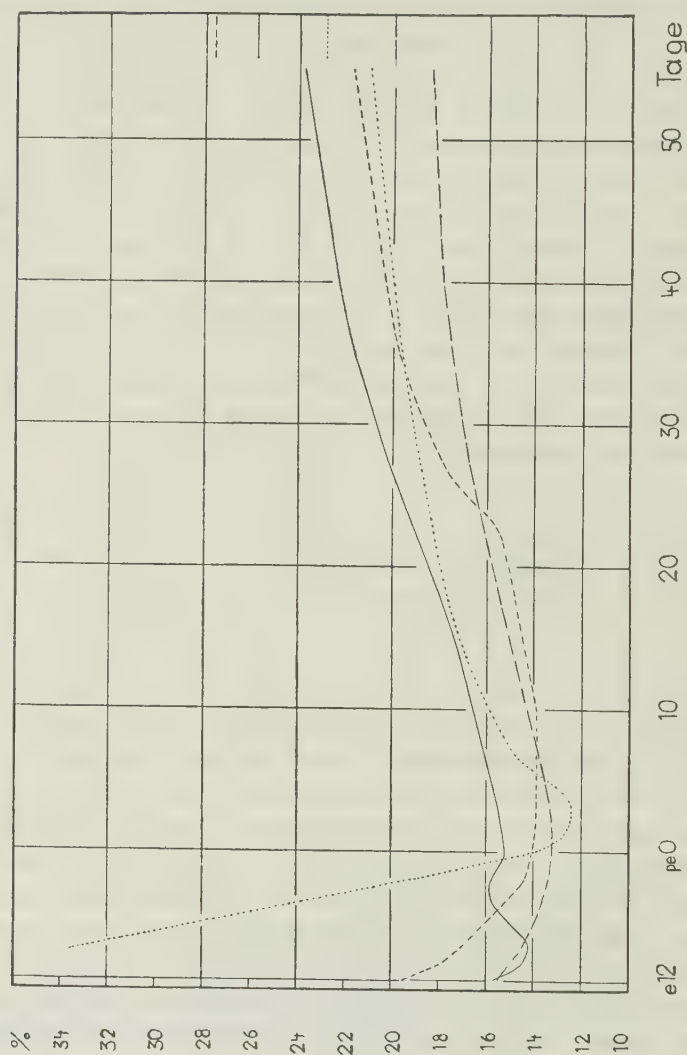


ABB. 8.

Trockensubstanzgehalt der Hirnteile.

erreicht. Diese Werte vom 10. Postembryonaltag erscheinen klein, wenn man bloss die entsprechenden Werte von Corpora bigemina (50%) und Stammrest (55,3%) und nicht auch noch gleichzeitig

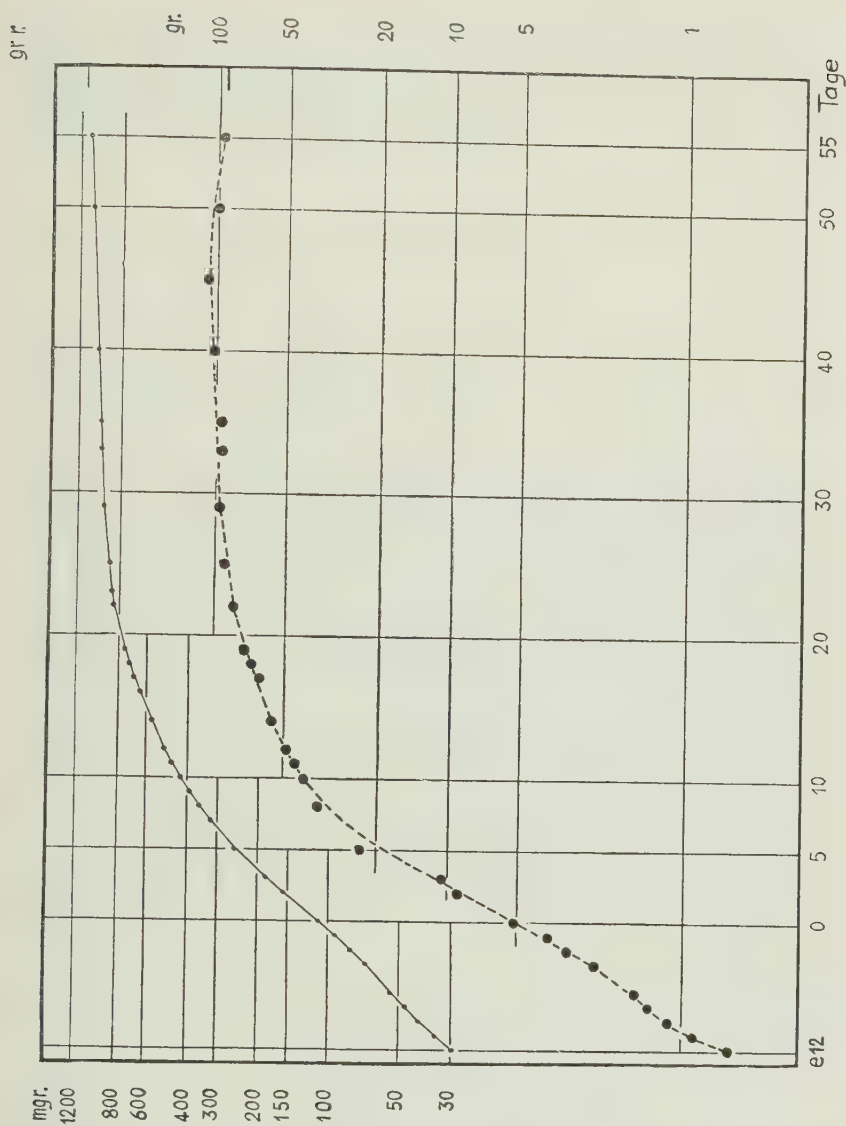


ABB. 9.

Vergleich des Körper- und Hirngewichtswachstums.

die Anfangswerte (Schlüpftag) 19,4% resp. 21,1% in den Vergleich einbezieht. Noch am Ende der praejuvenilen Entwicklungsperiode stehen die Hemisphären mit ihrem Frischgewicht von 91,5% am

weitesten von allen Hirnteilen von der Adultnorm entfernt. (Die Corpora bigemina zeigen ohnehin bereits am 40. Tag ein Mehrgewicht). Dass die Hemisphären mit ihrem postembryonalen Wachstumsertrag von 16,26 jenem des Cerebellum (22,02) trotzdem am nächsten steht, ist im Hinblick auf ihre relativ geringen Anfangswerte verständlich.

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt (Abb. 2, 5, 7, 8; Tab. 2, 10).

Nach mit konstanter Geschwindigkeit erfolgtem Trockengewichtswachstum in der Embryonalzeit, erfährt dieses erst nach dem Schlüpfen, nicht bereits am 20. Embryonaltag wie beim Frischgewichtswachstum, eine Beschleunigung. Die Steigerung dauert ebenfalls bis zum 3. Postembryonaltag, mithin 1 Tag weniger lang als im Frischgewichtswachstum. Bis zum Schlüpfen vermehren die Hemisphären ihr Trockengewicht um das 3,92 fache. Dieser Wachstumsertrag entspricht ungefähr demjenigen des Stammrestes (3,75) im gleichen Zeitraum. Nach dem 3. Postembryonaltag erfolgt ein stetes Absinken der Wachstumsgeschwindigkeit. Ihre Werte bleiben bis ungefähr zum 20. Tag unter jenen des Cerebellum. Von diesem Zeitpunkt an übersteigen sie die letzteren. Vom 30. Postembryonaltag an ist die Wachstumsgeschwindigkeit gleich gross wie jene der Corpora bigemina. Auch bei der Trockengewichtszunahme stehen die embryonalen und postembryonalen Wachstumserträge von Hemisphären und Cerebellum von allen Hirnteilen am höchsten. Die Hemisphären vermehren ihr Trockengewicht in der Postembryonalzeit um das 24,3 fache, und das Cerebellum sogar um das 37,5 fache. Trotz der für Hemisphären und Cerebellum charakteristischen, stark gesteigerten Wachstumsweise, durch welche sie sich scharf von jener der anderen Hirnteile unterscheiden, stehen die beiden Teile dennoch am Schluss der praejuvenilen Entwicklung in bezug auf ihre Werte in Prozenten des Adulttrockengewichts recht weit auseinander. Die Hemisphären erreichen am 55. Postembryonaltag 84,3% und das Cerebellum 90,8% des Adulttrockengewichts. Das Trockengewichtswachstum der Hemisphären scheint also gegenüber jener aller anderen Hirnteile beträchtlich verzögert. (Vergl. Abb. 7.) Es kommen in diesem Zahlenvergleich die Eigentümlichkeiten der einzelnen Hirnteile zur Geltung. Vergegenwärtigt man

sich die einfache Bauart des Cerebellum und der Corpora bigemina und die grossen Differenzierungen im Vorderhirn, vor allem aber im Corpus striatum, so wird der langsamere Aufbau der Trockensubstanz in den Hemisphären verständlich.

TABELLE 6.

Micropus m. melba L. Vergleich von Hirn- und Körperwachstum.
Relativer Vermehrungsfaktor.

Altersabschnitt	Hem.	Cer.	Big.	Str.	total
e 12—21	0,56	2,19	0,25	0,47	0,47
pe 0—ad	0,90	1,22	0,28	0,26	0,58

Der Trockensubstanzgehalt der Hemisphären sinkt ab bis in die Zeit vom Schlüpftag bis 3. Postembryonaltag, während welcher Zeit er beinahe konstant bleibt. Die Werte schwanken zwischen 13,1 und 13,5%. Nach dem 3. Postembryonaltag beginnt ein völlig kontinuierlicher Anstieg. Nach der 2. Postembryonalwoche bis ungefähr zum 40. Tag verläuft die Kurve mit jener des Cerebellum durchaus parallel. Während die Cerebellarkurve gleichsinnig weitergeht, sinkt jene der Hemisphären leicht ab. Die Trockensubstanzzunahme in den Hemisphären erleidet also gegenüber jener des Cerebellum eine leichte Einbusse. Am 55. Postembryonaltag besitzen die Hemisphären 18,4% Trockensubstanzgehalt gegenüber 20,0% im Adultzustand. Sie stehen so mit dem Cerebellum mit 21,0% am 55. Tag und 22,9% Adulttrockensubstanzgehalt der Adultnorm etwas näher als der Stammrest (23,8% und 25,8%).

4. VERGLEICH VON HIRN- UND KOERPERWACHSTUM

EMBRYONALES WACHSTUM.

Totalhirn (Abb. 10, 11; Tab. 4, 5, 6, 9).

Der relative Anteil des Hirngewichts am Gesamtkörpergewicht beträgt am 12. Embryonaltag 4,59%. Bis zum Schlüpftag sinkt der Anteil ab auf 2,10%. Während sich das Gesamthirngewicht in dieser Zeit um das 3,72 fache vermehrt, beträgt der entsprechende Wert für das Körpergewicht 8,12. SUTTER fand bei den embryonalen Wachstumsbeziehungen zwischen Hirn- und Körpergewicht vom

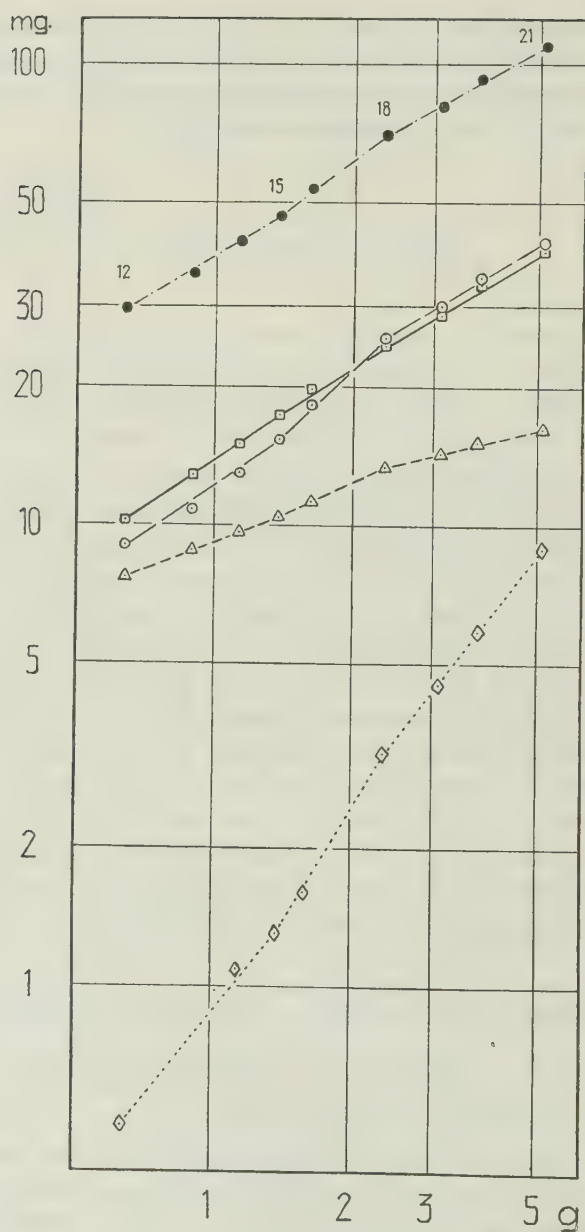


ABB. 10.

Embr. Wachstum des Hirns und der Hirnteile als Funktion
des Körperwachstums, Frischgewicht.
Die Werte der Big. sind um 1 Einheit nach unten verschoben.

Star während der ganzen Dauer des untersuchten Embryonalabschnitts Konstanz. Beim Hühnchen aber ergaben sich ähnliche embryonale Wachstumsbeziehungen zwischen Hirn — und Körpergewicht wie beim Alpensegler. Diese folgen dem Gesetz der einfachen Allometrie, d. h., die Wachstumsgeschwindigkeiten von Hirngewicht und Körpergewicht stehen etappenweise zueinander in konstantem Verhältnis. (Tab. 5.)

Es lassen sich im untersuchten Embryonalabschnitt, d. h., vom 12. Embryonaltag bis Schlüpftag, 3 Etappen zu je 3 Tagen unterscheiden (Abb. 10):

1. 12.—15. Tag. Wachstumskonstante 0,60. Das Hirn wächst beträchtlich langsamer als der Körper.
2. 15.—18. Tag. Wachstumskonstante 0,75. Das Hirnwachstum erfährt in dieser Zeit eine Steigerung, bleibt aber wesentlich hinter jenem des Körpers zurück.
3. 18.—21. Tag. Wachstumskonstante 0,56. Die vorhergehende Steigerung des Hirnwachstums vom 15.—18. Tag macht wiederum einem verlangsamteren Wachstum Platz. Die relative Wachstumsgeschwindigkeit sinkt unter den Wert des ersten Allometrieabschnitts.

Es ergibt sich zunächst, dass Segler und Star abweichende embryonale Wuchsart aufweisen.

Viel aufschlussreicher scheint mir der Vergleich mit dem Wachstum des Huhnes. Die Embryonalperioden von Huhn und Alpensegler sind praktisch gleich lang. Ein direkter Vergleich der embryonalen Entwicklung darf also geführt werden. Das teils gleiche, teils stärkere Wachstum des Gesamthirns beim Huhn in einzelnen Etappen der Embryonalzeit darf wohl in Zusammenhang gebracht werden mit dem Verhalten des Huhnes als Nestflüchter. Dem gegenüber zeigt der Alpensegler als extremer Nesthocker in den Beziehungen Hirngewichtswachstum — Körpergewichtswachstum für das erstere durchwegs negative Allometrie. Gleiches Verhalten zeigt auch der Nesthocker Star. Auffallend ist indessen auch der Umstand, dass die letzten 3 der 4 von SUTTER beim Huhn unterschiedenen Allometrieabschnitte in sehr weitgehender Weise mit entsprechenden

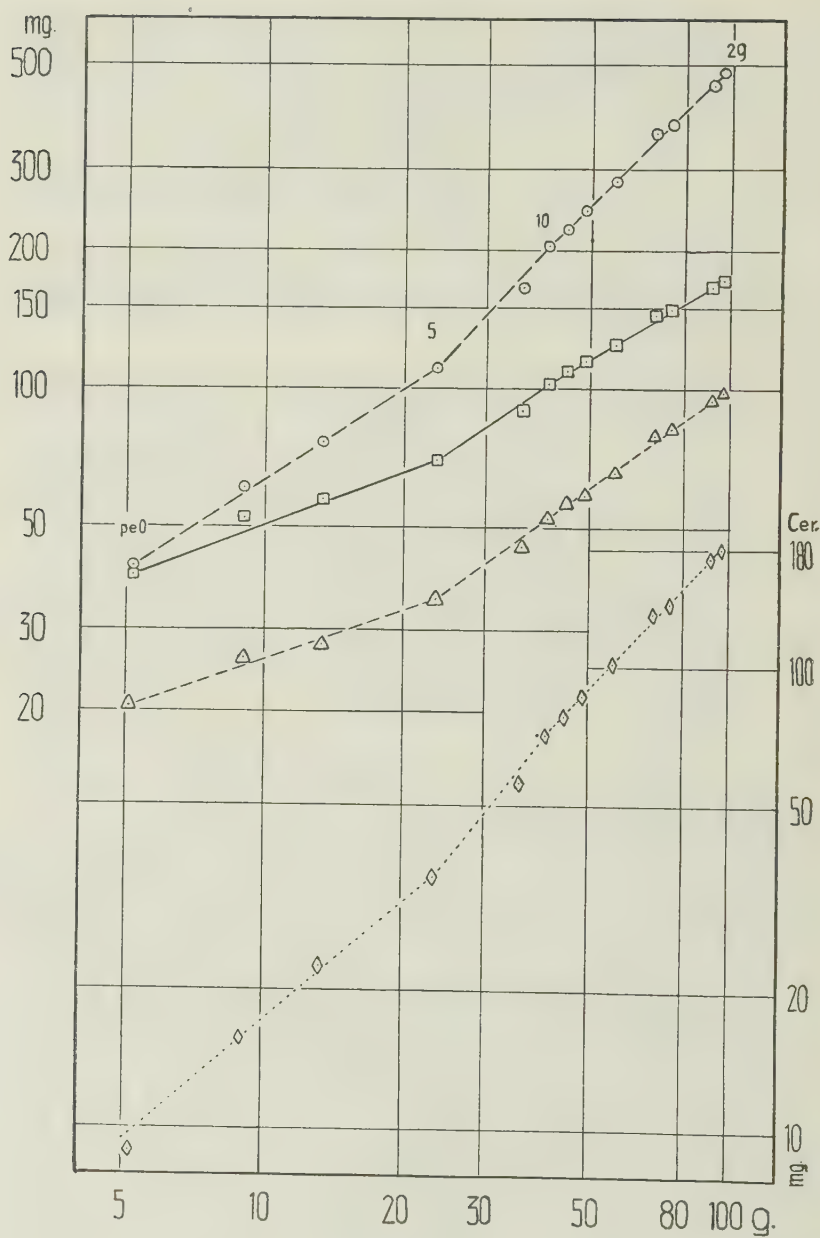


ABB. 11.

Postembr. Wachstum der Hirnteile als Funktion des Körperwachstums.
Frischgewicht.

Abschnitten beim Alpensegler übereinstimmen.

SUTTERS 1. Allometrieabschnitt (5.—9. Tag) kann nicht in den Vergleich einbezogen werden, da die entsprechenden Untersuchungen beim Alpensegler fehlen, d. h., wegen der Kleinheit des Hirns in diesem frühen Zeitabschnitt nicht möglich waren. Das Gesamthirn des Alpenseglers wiegt am 10. Embryonaltag rund 11 mg, ein Wert, bei dem bereits die möglichen Fehler bei den Präparationen zu gross werden. (Das Hühnchen weist am 10. Embryonaltag bereits ein Total-Hirngewicht von 160,5 mg auf).

Für den 2. Abschnitt, 9.—15./18. Tag fand SUTTER beim Huhn für das Hirn verlangsamtes Wachstum. Seine Wachstumskonstanten für diesen Abschnitt betragen 0,65—0,77. Diesem 2. Abschnitt beim Huhn entspricht, wenigstens teil-

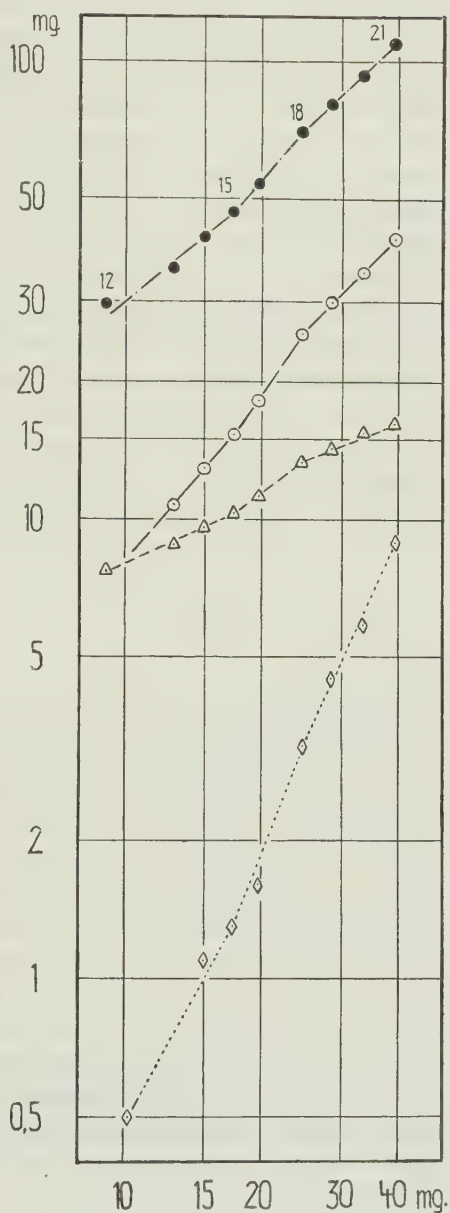


ABB. 12.

Embr. Wachstum von Hem., Cer. und Big. als Funktion des Stammrestwachstums. Frischgewicht. Die Werte der Big. sind um 1 Einheit nach unten verschoben. Die Werte für das Gesamthirn wurden lediglich vergleichshalber aufgetragen.

weise, der erste Abschnitt beim Alpensegler (12.—15. Tag) mit der Wachstumskonstanten 0,60. Entsprechend dem 3. Abschnitt beim Huhn, 15./17.—18./19. Tag, zeigt auch der 2. Allometrieabschnitt beim Alpensegler, 15.—18. Tag, gegenüber der vorhergehenden Periode erhöhten Wert, nämlich die Wachstumskonstante 0,75. Auch die 3. (letzte) von mir beim Alpensegler unterschiedene Etappe entspricht der letzten beim Huhn: Beim Alpensegler sinkt die Wachstumskonstante für diesen Allometrieabschnitt (18.—21. Tag), 0,56, unter jene des ersten, 0,60. Entsprechend liegen die Werte in den korrespondierenden Abschnitten beim Huhn: für den letzten Abschnitt beträgt die Wachstumskonstante etwa 0,45 gegenüber der Wachstumskonstanten des 2. Abschnitts 0,65—0,77. Vergleichshalber mögen die entsprechenden Werte einander tabellarisch gegenübergestellt werden:

	Huhn	Alpensegler	Star
1. Abschnitt	0,83-1,03	(nicht gemessen)	0,51
2. Abschnitt Huhn: 9.-15. 18. Tag . . . } As.: 12.—15. Tag . . . } Star: 8.—13. (Schlüpf-) Tag }	0,65-0,77	0,60	
3. Abschnitt Huhn: 15./17.—18./19. Tag . } As.: 15.—18. Tag . . . }	0,91-1,10	0,75	
4. Abschnitt Huhn: 17./19.—21. Tag . . . } As.: 18.—21. Tag . . . }	ca. 0,45	0,56	

Eine beträchtliche Uebereinstimmung von Huhn und Alpensegler bezüglich ihres Wachstumsverhältnisses Hirngewicht-Körpergewicht ergibt sich aus dieser Zusammenstellung.

Hirnteile.

Die auffallendste Wachstumsweise von allen Hirnteilen zeigt der Stammrest. (Tab. 5.) Die Wachstumskonstanten des 1. und des 2. Allometrieabschnitts (0,68 und 0,66) weichen so geringfügig

voneinander ab, dass man diese beiden Abschnitte als einen einzigen betrachten darf. Auch die Konstante des 3. Abschnitts weicht nicht sehr bedeutend von den beiden ersten ab (0,59). Das Wachstumsverhältnis von Stammrestgewicht zu Körpergewicht darf demnach vom 12. bis 18. Embryonaltag als konstant angesehen werden. Abb. 10 zeigt, dass die Stammrestkurve für den ganzen Embryonalabschnitt beinahe als Gerade erscheint. Während bei allen anderen Hirnteilen die Wachstumskonstante des 2. Abschnitts höher als jene des ersten steht, zeigt diese im 2. Abschnitt bei Stammrest einen niedrigeren Wert als im ersten. Diese Sonderstellung des Stammrestes erscheint im Hinblick auf seine Bedeutung als Elementarapparat besonders interessant.

Dem Wachstum des Stammrestes im 1. und 3. Allometrieabschnitt ist dasjenige der Hemisphären sehr ähnlich. Die Wachstumskonstanten der beiden Hirnteile in je einem der erwähnten Allometrieabschnitte sind durchaus gleichwertig.

	Hem.	Str.
1. Abschnitt	0,69	0,68
3. Abschnitt	0,60	0,59

Im 2. Allometrieabschnitt weichen die Werte beträchtlich voneinander ab (Tab. 5). Als Illustration des Verhaltens der Hemisphären im mittleren, 2. Abschnitt, mag die Feststellung dienen, dass gerade in dieser Zeit vor allem das Corpus striatum enorm an Masse zunimmt, wie eigene, noch nicht veröffentlichte morphologische Untersuchungen der Ontogenese beim Mauer — und Alpensegler ergaben. Bedeutend schwächer wachsen die Corpora bigemina in allen 3 Allometrieabschnitten. Ihr Verhalten entspricht durchwegs demjenigen des Gesamthirns. Mit der Wachstumskonstanten 0,37 im 1. Abschnitt erfährt der Wert im 2. eine leichte Steigerung auf 0,48 und sinkt dann im 3. Abschnitt beträchtlich unter den Wert des 1. Abschnitts ab.

Das Cerebellum wächst in allen 3 Abschnitten bedeutend rascher als der Körper. Es stellt auch den einzigen Hirnteil dar, dessen Wachstumskonstante im 3. Abschnitt nicht wieder absinkt; sie steht vielmehr höher als jene des 1. Abschnitts. Das rasche Wachstum des Cerebellum als dessen charakteristisches Merkmal kommt auch hier sehr deutlich zum Ausdruck.

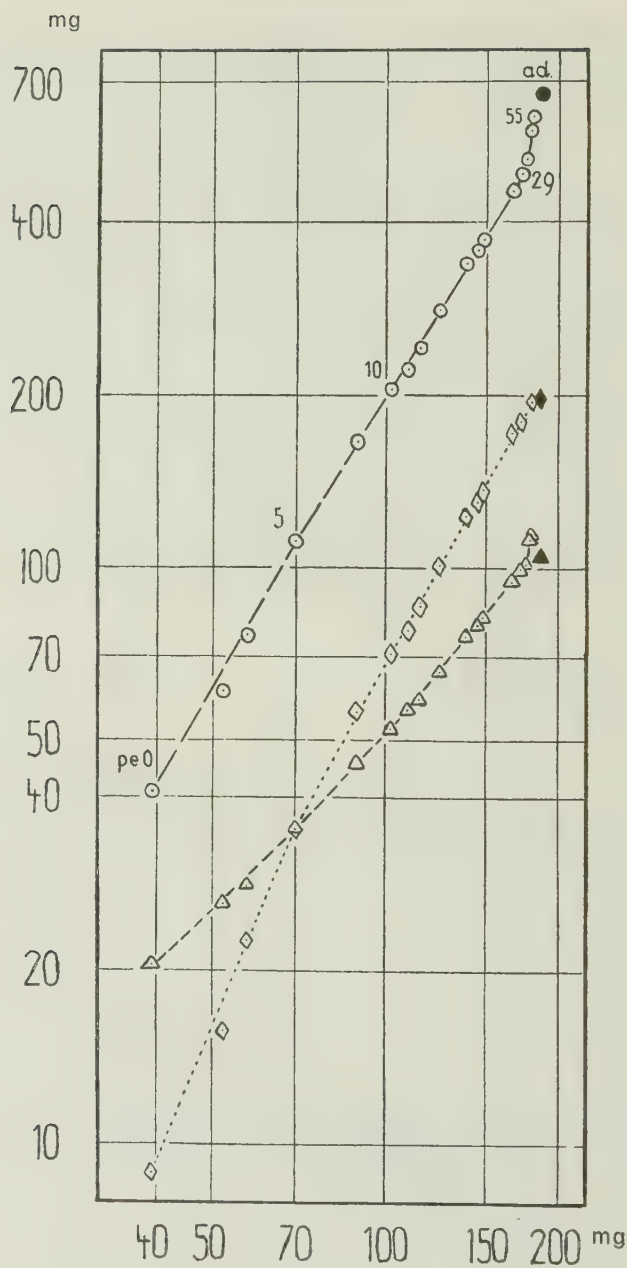


ABB. 13.

Postembr. Wachstum von Hem., Cer. und Big. als Funktion des Stammrestwachstums. Frischgewicht.

POSTEMBRYONALES WACHSTUM.

Abb. 11.

Im Folgenden soll versucht werden, einen Vergleich zwischen postembryonalem Hirn- und Körperwachstum zu führen. SUTTER weist bereits auf die Schwierigkeiten hin, sich über diese postembryonalen Verhältnisse ein klares Bild zu schaffen. Wie der Star, so erreicht auch der Alpensegler in seiner Postembryonalentwicklung ein Körperhochgewicht (PORTMANN, 1938). Meine eigenen Untersuchungen ergaben ein Hochgewicht von 109,5 g am 45. Postembryonaltag. ARN (1945) fand beim Alpensegler das Hochgewicht am 34. resp. 36. Tag. Die Versuchung ist gross, den Vergleich von Hirn- und Körperwachstum bis zu diesem Zeitpunkt des Maximum auszudehnen. Doch gerade der Umstand, dass meine und ARNs Untersuchungen ein Hochgewicht an 2 um 10 Tage auseinander liegenden Daten ergeben, lässt den Wert einer solchen Vergleichsführung in dieser späteren Praejuvenilzeit sehr fragwürdig erscheinen. Diese unterschiedlichen Untersuchungsergebnisse lassen sich erklären: Die Segler als extrem spezialisierte Flieger sind wohl wie kaum eine zweite unserer heimischen Vogelgruppen für einen erfolgreichen Beuteertrag bei ihren ausgedehnten Jagdzügen vollständig von der Witterung abhängig. Sie benötigen, um sich, und in der Aufzuchszeit auch die Nestlinge genügend ernähren zu können, sonnige und warme Witterung. Ich habe in der von mir benutzten Alpenseglerkolonie bereits nach 3 Regentagen Adulttiere gefunden, die völlig ermattet waren. (Vergl. HEINROTH: Die Vögel Mitteleuropas, Band I, S. 271). Wie sehr natürlich in ganz besonderer Weise die im Körperaufbau begriffenen Nestlinge durch den Nahrungsmangel beeinflusst werden, kann man sich leicht vorstellen. Um sichere Mittelwerte des Körpergewichts in der Postembryonalperiode erhalten zu können, brauchte es ein Vielfaches des mir zugänglichen Untersuchungsmaterials und vor allem auch Untersuchungen, die sich über möglichst viele verschieden verlaufende Aufzuchsperioden erstreckten. Während die Körpergewichtsbestimmung für die einzelnen Stadien der Embryonalentwicklung als zuverlässig betrachtet werden dürfen, müssen die entsprechenden Untersuchungsergebnisse der Postembryonalzeit gerade im Hinblick auf den sehr unterschiedlichen Ernährungszustand der untersuchten Tiere mit gewissem Vorbehalt aufge-

nommen werden. Die individuellen Gewichtsunterschiede innerhalb gleichaltriger Tiere sind derart gross, dass die gefundenen Mittelwerte nur als Annäherungsgrössen betrachtet werden dürfen, und es sind die Voraussetzungen nicht sehr günstig geschaffen, die Wachstumsbeziehungen zwischen Hirn—und Körpergewicht weitgehender analysieren zu können. Ich muss mich daher darauf beschränken, diese postembryonalen Wachstumsbeziehungen in grossen Zügen zu untersuchen. Im Hinblick auf den Umstand, dass, wie erwähnt, über den mittleren Zeitpunkt der Erreichung des Körperhochgewichts keine Klarheit besteht, beschränke ich mich auf die Untersuchung bis zum 29. Postembryonaltag. Die bis zu diesem Datum gewonnenen Körpergewichtsmittelwerte dürfen für meine Untersuchungen als genügend gesichert betrachtet werden.

Bevor zum Vergleich von Hirn — und Körpergewichtswachstum

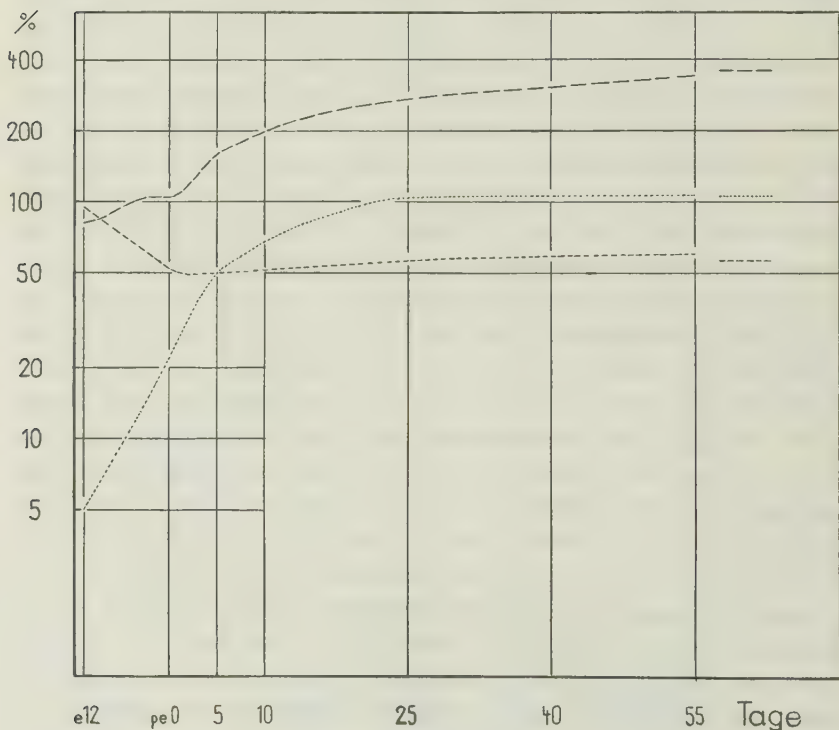


ABB. 14.

Verlauf der Formänderungen des Hirns. Frischgewicht von Hem., Cer. und Big. in Prozenten des Stammrestgewichts.

geschritten werden soll, möge eine kurze Beschreibung des Körperwachstums folgen. (Abb. 9; Tab. 3, 9.) Die Wachstumsgeschwindigkeit sinkt vom 12.—18. Embryonaltag ab, wie es auch beim Totalhirn und dem Stammrest der Fall ist. Darauf folgt eine Wachstumssteigerung, die über den Schlüpftag hinaus bis ungefähr zum 5. Postembryonaltag anhält. (Die Aufnahme des Dottersackes und die Resorption ausserembryonaler Flüssigkeiten, die dem Schlüpfakt voraus gehen, dürften hier das Bild des tatsächlichen Wachstums nicht allzusehr beeinträchtigen.) Nachher sinkt die Wachstumsgeschwindigkeit erneut ab. Bis ungefähr zum 45. Postembryonaltag (Zeitpunkt des Körpergewichtsmaximum nach eigenen Untersuchungen) verläuft die Wachstumskurve mit jener des Totalhirns praktisch parallel. Darauf sinkt sie bis zum Ende des Entwicklungsabschnitts ab ohne indessen schon den Adultwert zu berühren, während die Wachstumskurve des Totalhirns gleichsinnig weitergeht. Der Körper wächst in der ganzen untersuchten Entwicklungszeit bedeutend rascher als das Gesamthirn. Schon in der Embryonalzeit macht sich ein bedeutender Wachstumsunterschied geltend, wie bereits im ersten Teil dieser Beschreibung erwähnt wurde. Während der Wert des relativen Gewichtsanteils des Gesamthirns am Gesamtkörpergewicht am 12. Embryonaltag noch 4,59% beträgt, ist er am Schlüpftag bereits auf 2,1% abgesunken und beträgt im Adultzustand noch etwas mehr als einen Hundertstel, nämlich 1,24% (Tab. 4). Während das Totalhirngewicht vom Schlüpftag bis zum Adultzustand um das 10,52 fache vermehrt wird, beträgt der entsprechende Vermehrungsfaktor für das Körpergewicht 17,98 (Tab. 2). Vom 19.—40. Postembryonaltag nehmen Hirngewicht und Körpergewicht um das gleiche Vielfache zu.

Vermehrungsfaktor für das Hirngewicht	1,35
Vermehrungsfaktor für das Körpergewicht	1,36

Die relativen Vermehrungsfaktoren (Tab. 6) ergeben für das Hirngewicht folgende Werte:

12.—21. Embryonaltag	0,47
pe.0 — Adultzustand	0,58

Ein ähnliches Absinken des relativen Anteils des Hirngewichts am Körpertotalgewicht wie beim Alpensegler hat SUTTER auch bei Huhn und Star beobachten können. Es scheint die allgemeine Regel zu sein. Der entsprechende Wert am Schlüpftag ist indessen

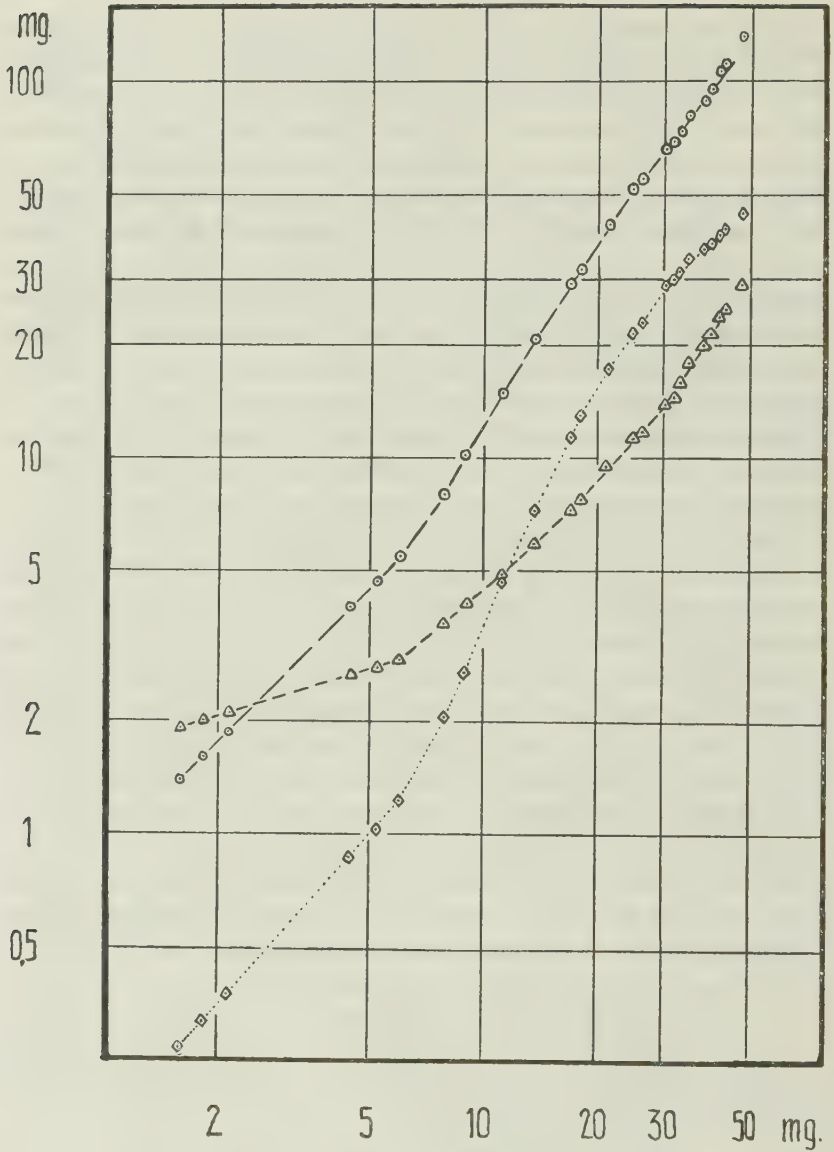


Abb. 15.

Embr. und postembr. Trockengewichtswachstum von Hem., Cer. und Big.
als Funktion des Stammrestwachstums.

sowohl beim Huhn (2,60%), als auch beim Star (2,92%) bedeutend höher als bei unserem Tier. Der Gewichtsanteil des Adulthirns beim Star ist beinahe doppelt so gross (2,28%) als beim Alpensegler (1,24%).

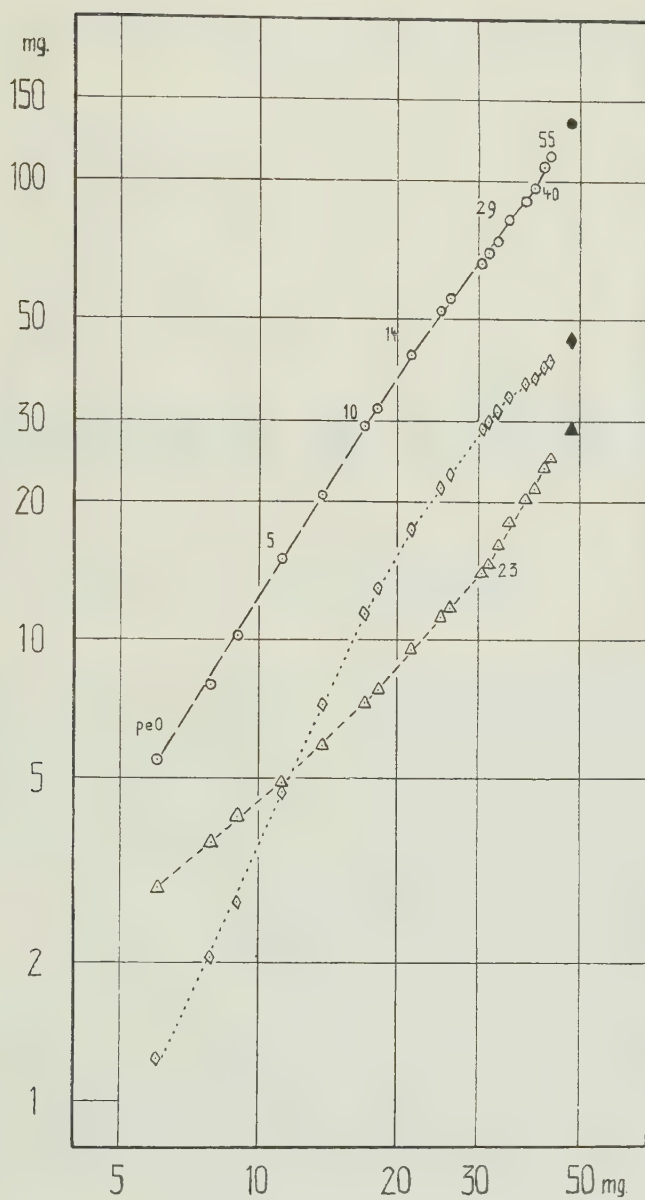


ABB. 16.

Postembr. Trockengewichtswachstum von Hem., Cer. und Big. als Funktion des Stammrestwachstums.

In dem untersuchten Zeitraum der postembryonalen Entwicklung lassen sich zunächst 3 resp. 2 Allometrieabschnitte feststellen (Tab. 5):

1. Allometrieabschnitt¹: Schlüpftag — 5. Postembryontag. Keiner der Hirnteile erreicht die Wachstumsgeschwindigkeit des Körpers. Mit der Wachstumskonstanten 0,91 wächst das Cerebellum, wie übrigens in allen Abschnitten, am stärksten. Weitaus langsamer wachsen die Hemisphären (Wachstumskonstante: 0,66). Noch bedeutend langsamer wachsen die Corpora bigemina (0,36) und der Stammrest (0,38). Ihr verwandter Wachstumscharakter kommt hier wiederum klar zum Vorschein.

2. Allometrieabschnitt: Vom 5.—10. Tag erscheint das Körperwachstum gegenüber dem 1. Abschnitt merklich verlangsamt. Sowohl Cerebellum mit der Konstanten 1,26 wie die Hemisphären mit dem Wert 1,08 wachsen stärker als der Körper. Corpora bigemina und Stammrest zeigen wiederum sehr nahe Werte, nämlich 0,72 resp. 0,68. Das Gesamthirn wächst in diesem Zeitabschnitt praktisch mit derselben Geschwindigkeit wie der Körper (Konstante 0,95).

3. Allometrieabschnitt: Die Differenzen der Wachstumskonstanten der einzelnen Hirnteile und des gesamten Hirns in diesem Abschnitt zu den entsprechenden Werten in der 2. Etappe sind so geringfügig, dass man mit Recht für den ganzen untersuchten Postembryonalabschnitt anstatt von 3 nur von 2 Allometrieabschnitten sprechen kann. Eine Ausnahme bildet jedoch das Cerebellum, dessen Wachstumskonstante des 3. Abschnitts von derjenigen des 2. etwas stärker abweicht.

Ein Vergleich dieser postembryonalen Perioden mit den embryonalen ergibt interessante Einzelheiten. Für den Stammrest zeigt sich in der gesamten untersuchten Embryonal- und Postembryonalperiode bloss in einem der untersuchten Abschnitte eine wirklich bedeutendere Abweichung von einem mittleren Wert, nämlich für die Zeit vom Schlüpftag bis 5. Postembryontag (Vergleiche Tabelle 5). Ich lasse hier vergleichshalber die einzelnen Wachstumskonstanten in der Reihenfolge der Entwicklungs-

¹ Im Körpergewicht inbegriffen ist der aufgenommene Dottersack. Vergleiche hierzu die anschliessende Diskussion des Verhältnisses Körperwachstum: Stammrestwachstum, wobei die Dottersackaufnahme berücksichtigt ist.

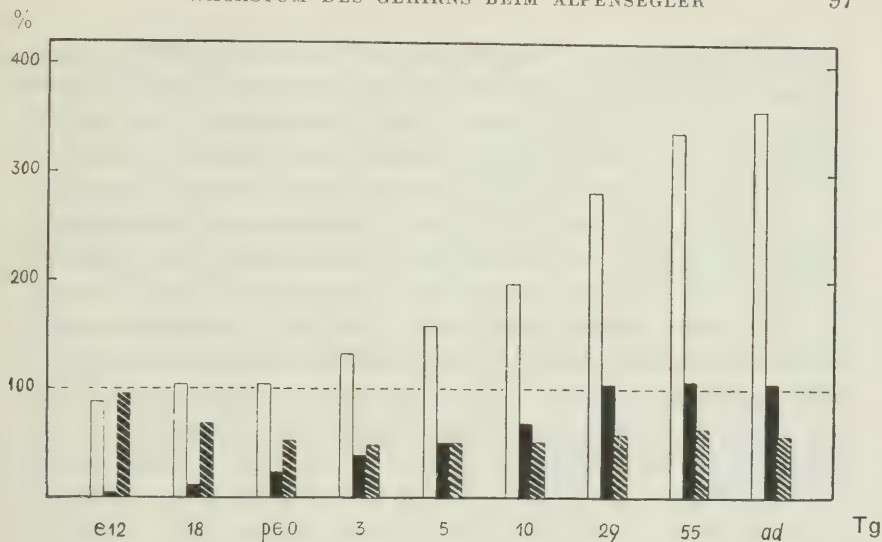


Abb. 17.

Formänderungen des Hirns. Frischgewichte von Hem., Cer. und Big.
in Prozenten des Stammrestfrischgewichts.

Legende: weiss ... Hem.; schwarz ... Cer.; gestrichelt ... Big.

richtung folgen: 0,68, 0,66, 0,59, 0,38, 0,68, 0,59. Man kann also in gewissen Grenzen von konstantem Wachstumsverhältnis zwischen Stammrest und Gesamtkörper sprechen für den ganzen untersuchten Entwicklungsabschnitt von ca. 38 Tagen. Dieser Umstand ist insofern interessant, als es sich hier um denjenigen Hirnteil handelt, der den Elementarapparat darstellt. Die gewiss auffällige Abweichung im Entwicklungsabschnitt Schlüpftag bis 5. Postembryonaltag (Konstante 0,38) wird verursacht durch eine Körpergewichtszunahme, die nicht durch eigentliche Wachstumsvorgänge bedingt ist. Die Aufnahme des Dottersackes und die Resorption ausserembryonaler Flüssigkeiten (Amnionflüssigkeit etc.) bewirkt eine vorübergehende „Störung“ des allgemein konstanten Wachstumsverhältnisses Körpergewicht: Stammrestgewicht, die sich im Wert der entsprechenden Wachstumskonstanten ausdrücken muss. In Berücksichtigung dieser Gegebenheit dürfte auch in diesem Entwicklungsabschnitt der Wert der Konstanten durchaus innerhalb die durch die vorhergehenden und nachfolgenden Wachstumskonstanten angedeutete Variationsbreite rücken. Damit ergibt sich für diesen Entwicklungsabschnitt auch eine entsprechende Erhöhung der Werte der Wachstumskonstanten der übrigen Hirnteile

und des Gesamthirns. Diese werden alle um einen entsprechenden Betrag dem Wert des 2. Allometrieabschnittes genähert. Dadurch gewinnt der gesamte auf dieses Wachstumsverhältnis untersuchte postembryonale Entwicklungsabschnitt (Schlüpfstag bis 29. Postembryontag) ein weitgehend ausgeglichenes Verhalten. Das cerebellare Wachstum dürfte so in allen 3 Vergleichsabschnitten gegenüber dem Körperwachstum positive Allometrie aufweisen, während die stark negative Allometrie von Hemisphären und Corpora bigemina etwas abgeschwächt wird. (In den Kurvenbildern sind die entsprechenden Korrekturen der Körpergewichtswerte nicht berücksichtigt).

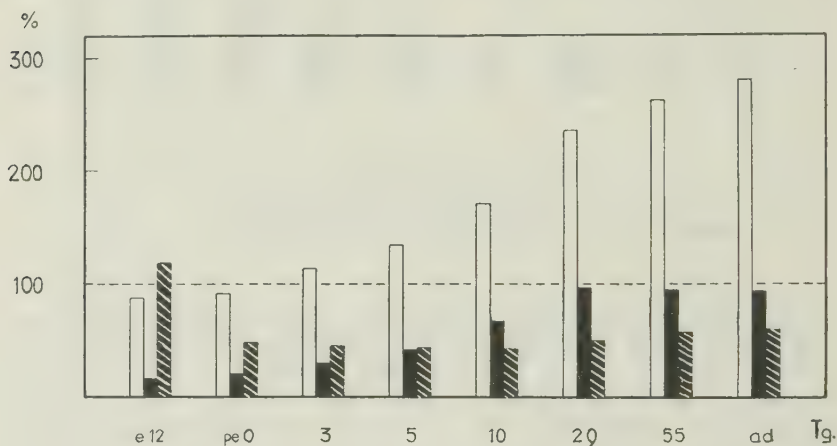


Abb. 18.

Formänderungen des Hirns. Trockengewichte von Hem., Cer. und Big. in Prozenten des Stammresttrockengewichts. Darstellung wie in Abb. 17.

5. DIE FORMAENDERUNGEN DES GEHIRNS

(Abb. 12-18, 19-23; Tab. 7, 8, 9).

Die vergleichende Beschreibung des Wachstums der Hirnteile zeigte sowohl im Embryonal — als auch im Postembryonalabschnitt enorme Proportionsverschiebungen. Schon das Studium der Wachstumskurven gibt darüber Aufschluss. Der gewichtsmässige Formunterschied eines Hirnteils auf bestimmter Wachstumsstufe gegenüber dessen Adultzustand darf gewiss als ein Kriterium für dessen erreichten Entwicklungszustand aufgefasst werden. SUTTER hat diese Frage zum Gegenstand einer speziellen vergleichenden Untersuchung gemacht. Triftige Gründe führten zur Wahl des

Stammrestwachstums als Vergleichsbasis, das sich sowohl in der Frisch — als auch ganz besonders in der Trockengewichtszunahme durch sehr regelmässigen Wachstumsverlauf von allen anderen Hirnteilen auszeichnet. (Vergl. voriges Kapitel.) Diese Sonderstellung des Stammrestes konnte SUTTER auch in allen seinen Untersuchungen feststellen. Die gewichtsmässigen Proportionsverschiebungen gehen ohne Zweifel parallel mit entsprechenden gestaltlichen Verschiebungen. Sie dienen also als Ausdruck der Formänderungen. Nur in diesem Sinne scheint der Ausdruck « Formänderungen » des Gehirns berechtigt. Damit aber ist noch nichts ausgesagt über Entwicklungszustände im Hirnteil, d. h. über Faserentwicklung, Myelinisation, Kernausbildung, kurz, über den erreichten strukturellen Entwicklungsgrad des betreffenden untersuchten Hirnteils. Um über diese Frage Auskunft geben zu können, sind entsprechende morphologische, eventuell auch physiologische Untersuchungen notwendig. Die folgenden Darlegungen, bei denen ich mich an das Vorgehen SUTTERS halte, können also nur sehr summarisch über die tatsächlichen Entwicklungszustände Aufschluss geben. Da für den Vergleich Stammrestwachstum: Körperwachstum im ganzen untersuchten embryonalen Entwicklungsabschnitt und in der Postembryonalepoche bis zum

TABELLE 7.

*Micropus m. melba L. Vergleich des Wachstums
der Hirnteile mit dem Stammrestwachstum.
Wachstumskonstante α .*

Frischgewicht				Trockengewicht			
Altersabschnitt	Hem.	Cer.	Big.	Altersabschnitt	Hem.	Cer.	Big.
e 12—15	1,02	1,82	0,56	e 12—21	1,03	1,15	0,31
15—18	1,48	2,62	0,74				
18—21	1,01	2,18	0,41				
pe 0—5	1,72	2,37	0,93	pe 0—5	1,61	2,16	0,84
5—10			1,07	5—10	1,60	2,19	0,96
5—29	1,64			10—14	1,51	1,90	
5—55		1,84		10—23			1,13
10—35			1,23	14—29	1,40	1,37	
29—55	4,76			29—40	1,17	0,67	
35—55			4,81	23—55			1,68
				40—55	2,15	1,37	

29. Tag eine einzige Allometrieformel Gültigkeit hat, müssen beim Vergleich des Wachstums der Hirnteile mit demjenigen des Stammrestes für diese Zeitabschnitte grundsätzlich die nämlichen Kurvenbilder entstehen wie beim Vergleich mit dem Körperwachstum.

Der Vergleich der Abb. 10 und 12, sowie der Abb. 11 und 13 rechtfertigt diese Erwartung. Die erwähnte Uebereinstimmung der beiden Kurvenbilder tritt in der Embryonalphase deutlicher zutage als in der Postembryonalzeit, wo mit der Zunahme der Hirngewichte auch die Variationsbreite beträchtlich vergrößert wird. Es lassen sich vom 12. Embryonaltag bis Schlüpftag 3 Allometrieabschnitte unterscheiden. Jedem Abschnitt entsprechen 3 Tage. Diese Abschnitte entsprechen jenen beim Vergleich Hirnwachstum-Körperwachstum gefundenen: 12.—15., 15.—18. Embryonaltag und 18. Embryonaltag bis Schlüpftag. In allen 3 Allometrieabschnitten wachsen Hemisphären und Cerebellum stärker als der Stammrest. Die relative Grösse dieser beiden Hirnteile nimmt also in der Embryonalzeit ständig zu. Die Hemisphären wachsen im ersten und letzten Abschnitt nicht bedeutend schneller als der Stammrest (Wachstumskonstante 1,02 und 1,01). Das rapide Wachstum des Cerebellum zeitigt besonders im 2. und 3. Abschnitt sehr hohe positive Allometrie (2,62 und 2,18). Der Vergleich der relativen Vermehrungsfaktoren (Tab. 8) gibt über das relative Wachstum Aufschluss. Während die Hemisphären in der untersuchten Embryonalzeit bloss 1,18 mal ihr Anfangsgewicht mehr vermehren als der Stammrest bis zum Schlüpftag, weist das Cerebellum einen entsprechenden Wert von 4,62 auf. Die Corpora bigemina weisen in allen Abschnitten negative Allometrie auf. Ihr relativer Vermehrungsfaktor für diesen Zeitraum beträgt 0,54.

Das Trockengewichtswachstum zeigt für alle Hirnteile in der Embryonalentwicklung Konstanz. Die Hemisphären weisen mit ihrer Wachstumskonstanten 1,03 gegenüber dem Stammrest schwach erhöhte Wachstumsgeschwindigkeit auf. Das Cerebellum wächst bedeutend rascher (1,15), während die Corpora bigemina mit ihrer Wachstumskonstanten 0,31 einen sehr hohen Grad negativer Allometrie aufweisen. Die Hirnproportionen am Schlüpftag sind sowohl im Frischgewicht als auch im Trockengewicht von adulten Verhältnissen so weit entfernt, dass man sie als noch durchaus embryonal taxieren muss. Die Abbildungen 14, 17, 18 zeigen, dass in der Embryonalzeit wohl gewisse Formverschiebun-

gen stattfinden (Verhältnis Hemisphären — Stammrest in recht geringfügiger Weise und Corpora bigemina — Stammrest bedeutender), doch weit wesentlicher in der ersten Hälfte der Praejuvenilzeit. Damit steht das Verhalten des Alpenseglers

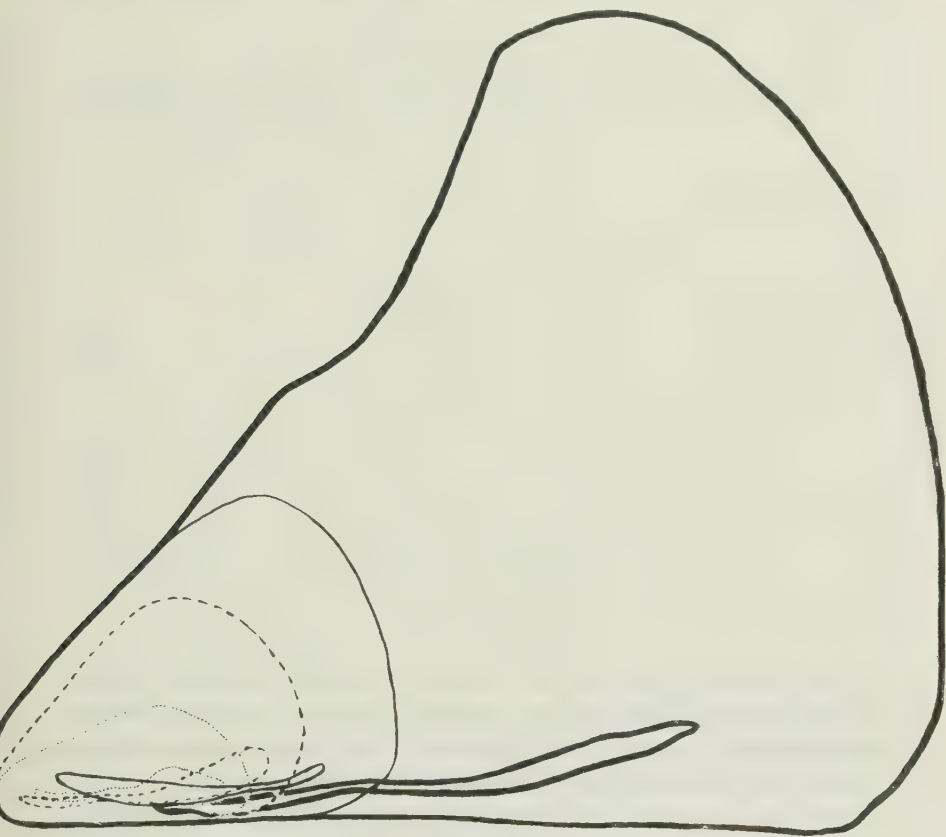


Abb. 19.

Entwicklung der Hemisphären. Querschnitt durch die vordere Hemisphärenhälfte. Mikroprojektion. 11. e-Tag; 14./15. e-Tag ----; Schlüpf-tag —; adult —.

in starkem Gegensatz zu jenem des Huhnes und deckt sich weitgehend mit den entsprechenden Entwicklungen beim Star. Um sich die Form- und Strukturveränderungen besser vergegenwärtigen zu können, empfiehlt sich ein Vergleich mit den Darstellungen Abb. 19.—23. Grundsätzlich weichen die Resultate der

Postembryonalzeit von Frisch — und Trockengewicht voneinander nicht ab. Es lassen sich beim Vergleich der Trockengewichte im allgemeinen mehr Allometrieabschnitte unterscheiden als bei jenem der Frischgewichte. Die Kurven scheinen hier also reicher gegliedert.

TABELLE 8.

Micropus m. melba L. Vergleich des Wachstums der Hirnteile mit dem Stammrestwachstum. Relativer Vermehrungsfaktor.

Altersabschnitt	Frischgewicht			Trockengewicht		
	Hem.	Cer.	Big.	Hem.	Cer.	Big.
e 12—15	1,01	1,53	0,79			
15—18	1,17	1,74	0,91			
18—21	1,00	1,73	0,75			
12—21	1,18	4,62	0,54	1,04	1,22	0,40
pe 0—5	1,51	2,21	0,96	1,46	2,05	0,90
5—10	1,25	1,38	1,02	1,28	1,63	0,98
10—15	1,15	1,19	1,04	1,16	1,24	1,03
15—20	1,10	1,12	1,04	1,11	1,15	1,07
20—25	1,06	1,10	1,03	1,03	1,03	1,06
25—35	1,07	1,00	1,02	1,05	0,99	1,08
35—55	1,15	1,04	1,09	1,10	1,00	1,08
55—ad	1,05	0,98	0,88	1,06	0,99	1,04
0—ad	3,43	4,65	1,08	3,03	4,68	1,25

Die Hemisphären zeigen nach dem Schlüpfen gegenüber der Embryonalperiode gesteigerte positive Allometrie. Bis zum 29. Postembryonaltag bleibt das Verhältnis zum Stammrestwachstum annähernd konstant mit leichter Neigung zur Abnahme. Vom 29.—40. Tag tritt diese Abnahme der relativen Geschwindigkeit stärker hervor, doch ist auch hier der Allometriegrad noch stark positiv (1,17 Trockengewicht). Der Umstand, dass nach dem 40. Tag eine starke Verflachung der Wachstumsgeschwindigkeit beim Stammrest eintritt, während die Hemisphären gleichsinnig weiterwachsen, wird für die letzteren durch eine sehr hohe Wachstumskonstante ausgedrückt (2,15). Gemäss dem Verlaufe des Frischgewichtswachstums wird dieser Anstieg hier bereits am 29. Tag deutlich. In der gesamten Postembryonalperiode wachsen die Hemisphären bedeutend rascher als der Stammrest. Sie vermehren ihr Gewicht vom Schlüpftag bis zum Adultzustand im Frisch-

gewicht 3,43 mal und im Trockengewicht 3,03 mal mehr als der Stammrest. Das Cerebellum wächst vom 12. Embryonaltag bis 14. Postembryonaltag bedeutend stärker positiv allometrisch als die Hemisphären. Vom 14.—29. Postembryonaltag entsprechen sich die beiden Wachstumskonstanten in hohem Masse (Hem. 1,40; Cer. 1,37). In der Zeit vom 29.—40. Tag zeigt das Cerebellum negative Allometrie, während in der Schlussphase der praejuvenilen Entwicklung, vom 40.—55. Tag, sein Wachstum wieder positiv allometrisch wird (Konstante 1,37).

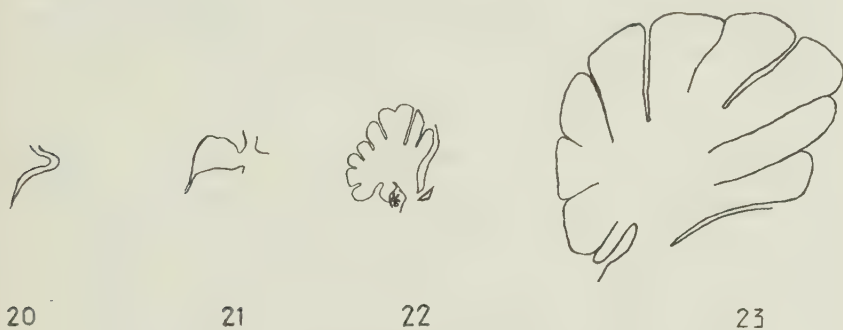


ABB. 20–23.

Entwicklung des Kleinhirns. Sagittalschnitt. Mikroprojektion.
7. e-Tag; 14. e-Tag; Schlüpfstag; Adultzustand.

Im Frischgewichtswachstum lässt sich die untersuchte Postembryonalperiode bloss in 2 Abschnitte trennen. Vom Schlüpfstag bis 5. Postembryonaltag ergibt sich für das Cerebellum die Wachstumskonstante 2,37 und von hier bis zum 55. Tag eine vom Wert 1,84. Während die Formverschiebungen zwischen Hemisphären und Stammrest in der Embryonalzeit nicht sehr bedeutend zu Gunsten der ersteren stattfinden (Vergl. auch Tab. 5), werden bereits in der ersten Hälfte der Praejuvenilzeit durch das stark gesteigerte Wachstum der Hemisphären gegenüber demjenigen des Stammrestes die Proportionen weitgehend adultähnlich. Die Entwicklung der Hemisphären liegt also betont in der Postembryonalzeit. Dies gilt nicht für das Wachstum des Cerebellum. Ein Vergleich der relativen Vermehrungsfaktoren (Hirnteile: Stammrest) zeigt, dass seine Entwicklung ziemlich gleichmässig auf Embryonal- und Postembryonalperiode verteilt ist (Siehe auch Abb. 19.—23.)

Wie Hemisphären und Cerebellum, zeigen auch die Corpora

bigemina nach dem Schlüpfen gesteigertes Wachstum. Ihr postembryonales Wachstumsverhalten steht also in starkem Gegensatz zu ihrem embryonalen. Vom Schlüpftag bis 10. Postembryontag wachsen sie praktisch mit gleicher Geschwindigkeit wie der Stammrest und nach dem 10. Tag wird ihr Wachstum gegenüber jenem des Stammrestes betont positiv allometrisch. Das Verhalten der Corpora bigemina steht in deutlichem Gegensatz zu jenem von Hemi-

TABELLE 9.

Micropus m. melba L. Embryonales und postembryonales Hirn- und Körperwachstum. Ausgeglichene Mittelwerte. Hirngewicht in mg. Körpergewicht in g.

Frischgewicht.

Alter Tage	Hem.	Cer.	Big.	Str.	tot.	Kpr.	Ana- lysen- zahl
e 12	9,0	0,5	9,7	10,2	29,4	0,64	4
13	10,8		11,1	12,8	35,2	0,90	5
14	13	1,1	12,1	15,0	41,2	1,14	8
15	15,4	1,3	13,0	17,3	47,0	1,39	2
16	18,2	1,6	14,2	19,0	53,8	1,58	2
18	25,5	3,2	16,8	24,5	70,0	2,35	4
19	29,8	4,5	18,0	28,5	80,8	3,09	3
20	34,5	5,9	19,0	33,6	93,0	3,76	10
pe 0	41,0	8,9	20,4	39,3	109,6	5,20	7
2	60,9	15,7	26,1	52,4	155,1	9,0	4
3	76,4	22,5	27,9	57,8	184,6	13,3	9
5	111,0	35,0	35,0	70,2	251,2	23,4	5
7	145,4	48,0	42,0	83,4	318,8		3
8	165,9	56,0	45,5	89,8	357,2	36,0	4
9	184,0	63,4	48,5	96,6	392,5		3
10	203,4	70,9	52,5	103,0	429,8	41	4
11	222,0	78,0	56,6	109,8	466,4	44,9	3
12	242,0	86,0	59,2	115,0	502,2	49	4
14	280,5	101,0	65,8	124,7	572,0	56,8	7
16	318,3	115,0	72,7	134,5	640,5		2
17	337,9	122,9	76,0	139,0	675,8	64	5
18	356,3	130,0	79,2	144,0	709,5	69	4
19	373,6	137,0	82,5	148,9	742,0	74,9	6
22	422,0	158,4	91,0	161,4	832,8		5
23	432,0	164,0	93,3	164,0	853,3		4
25	451,9	172,0	94,6	166,7	885,2	91,8	4
29	485,0	179,4	98,4	171,7	934,5	96,8	6
33	505,0	181,0	100,7	174,0	960,7		2
35	514,0	182,0	101,5	175,8	973,3		4
40	538,0	185,5	106,4	179,0	1008,9	102,5	6
50	587,0	190,8	112,0	180,0	1069,8	99,5	2
55	610,7	194,0	114,5	180,5	1099,7	95,9	5

sphären und Cerebellum indem ihre relative Wachstumsgeschwindigkeit in der Postembryonalepoche ständig zunimmt, während sie bei den beiden anderen Hirnteilen in diesem Zeitraum abnimmt. (Ausnahme 40.—55. Tag.) Während die Proportion zwischen Stammrest und Corpora bigemina am Schlüpftag jener im Adultzustand schon recht ähnlich ist, müssen die Hemisphären ihr Frischgewicht vom Schlüpftag 3,43 und das Cerebellum 4,65 mal stärker vermehren als der Stammrest im gleichen Zeitraum (Schlüpftag bis ad.). Die Corpora bigemina vermehren ihr Frischgewicht vom Schlüpftag in diesem Zeitraum bloss 1,08 mal stärker als der Stammrest. Die hauptsächlichsten Proportionsverschiebungen zwischen Corpora bigemina und Stammrest finden in der Embryonalzeit statt, wie auch Abb. 14, 17 und 18 zeigen.

TABELLE 10.

Micropus m. melba L. Embryonales und postembryonales Hirnwachstum.
Ausgeglichene Mittelwerte. mg.

Trockengewicht ¹.

Alter	Hem.	Cer.	Big.	Str.	tot.
e 12	1,4	0,27	1,9	1,6	5,17
13	1,6		2,0	1,85	5,77
14	1,9	0,37	2,1	2,14	6,47
19	4,0	0,86	2,6	4,5	11,96
20	4,6	1,03	2,8	5,3	13,73
pe 0	5,5	1,24	2,9	6,0	15,64
2	8,0	2,05	3,64	7,9	21,59
3	10,2	2,7	4,1	9	26,0
5	15,0	4,6	4,9	11,2	35,7
7	20,7	7,25	5,9	13,7	47,55
10	29,1	11,4	7,3	17	64,8
11	31,8	13	7,8	18,1	70,7
14	41,6	17,3	9,5	21,5	89,9
17	52,1	21,5	11,2	24,8	109,6
18	55,3	23,0	11,7	26,0	116,0
22	66,1	28,8	14	30,5	139,4
23	69,7	29,8	14,7	31,5	145,7
25	73,9	31,5	16	33	154,4
29	82,5	33,8	18,1	35	169,4
35	90,0	36,1	20,1	38	184,2
40	96,5	37,0	21,3	40,0	194,8
50	107,6	39,5	23,7	42	212,8
55	113,0	40,9	24,9	43,1	221,9

¹ Analysenzahlen wie beim Frischgewicht. Zur Bestimmung der Embryonalwerte wurden Sammelwägungen vorgenommen.

6. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Die nachfolgende Tabelle, bei der vor allem der Vergleich der Indices wichtig ist, zeigt die eigenartige Mittelstellung der Segler zwischen Hühnern und Sperlingsvögeln.

TABELLE 11.

	Wachtel		Alpensegler		Rauchschwalbe	
	Gewicht mg	Index	Gewicht mg	Index	Gewicht mg	Index
Hemisphären	440	2,59	667	3,88	342	4,62
Cerebellum	100	0,59	196	1,15	82	1,11
Corp. big.	120	0,71	105	0,62	55	0,74
Stammrest	170	1	186	1,09	72	0,97
Hirn total	830		1154		551	
Körpergewicht	85 g		93 g		18,5 g	

Der niedrige Hemisphärenindex der Segler liegt sehr nahe bei den Indices der rangniedrigsten Vögel, der Hühner. Obwohl die den Seglern gestaltlich ähnlichen Schwalben zu den niedrigst cerebralisierten Sperlingsvögeln gehören, stehen die Werte ihrer Indices bedeutend über der Höhe des Seglerindex.

Die Untersuchung dieser eigenartigen Position der Segler versprach interessante Aufschlüsse über die Zusammenhänge von Cerebralisation und Ontogenesetypus, gehört der Segler in seiner Ontogenese doch voll der Stufe der Nesthocker an, während die Hühner einen extremen Typus der Nestflüchter darstellen.

Es lassen sich folgende Eigenheiten der Ontogenese des Seglers herausstellen, deren Beurteilung entscheidend ist (Vergl. hierzu PORTMANN 1935):

1. *Merkmale von rangniedrigem Typus.*

a. Lange Brutzeit.

b. Perioden konstanter Wachstumsbeziehungen zwischen Hirngewicht und Körpergewicht in der Embryonalzeit.

- c. Fehlen eines eigentlichen Schnabelwulstes und ähnlicher transitorischer Organe.
- d. Beteiligung des Jungvogels am Aufsuchen des Schnabels bei der Fütterung durch die Eltern, also „gerichtete Aktivität“ im Gegensatz zu der anfangs „ungerichteten“ bei den Jungen der höchsten Sperlingsvögel.

2. Merkmale von ranghohem Typus.

- a. Viele echte Nesthockermerkmale wie z. B. das Versenken der Federanlage, Augen- und Ohrverschluss.
- b. Fest begrenzte Praejuvenilzeit mit Höchstgewicht und völliger Abhängigkeit von den Altvögeln.

Es lassen sich also in der Ontogenese des Seglers nebeneinander sowohl Eigenheiten rangniedriger wie solche ranghoher Typen erkennen. Gerade diese Mischung verleiht der Entwicklungsweise eine eigentümliche Stellung im Rahmen der verschiedenen Ontogenesen.

Die von PORTMANN (1942) für Nesthocker als charakteristisch bewerteten Kennzeichen finden sich beim Segler in deutlicher Ausprägung. Tabelle 4 aus der erwähnten Arbeit stellt die Gewichtswerte von Hemisphären und Stammrest vom Schlüpftag bei Nestflüchtern denjenigen von Nesthockern gegenüber (bei vergleichbarem Schlüpfgewicht ohne Dottersackanteil):

	Str.	Hem.	Schlüpf- gewicht	Jugendzustand
	g	g	g	
Coturnix	0,068	0,122	4,5	Nestflüchter
Sturnus	0,048	0,069	4,6	Nesthocker
Turdus merula	0,054	0,084	4,7	
Micropus	0,039	0,041	4,7	
Phasianus	0,17	0,39	19,3	Nestflüchter
Vanellus	0,17	0,38	14,1	
Corvus corone	0,12	0,197	13,5	Nesthocker
Coloeus	0,065	0,124	7,4	
Columba	0,11	0,120	11,5	

Dieser Vergleich zeigt Uebereinstimmung des Seglers im Gewichtsanteil des Gehirns am Gesamtschlüpfgewicht mit dem Nesthockertypus.

Weiter illustriert Tabelle 5 (PORTMANN, 1942) die Dominanz der Stoffwechselorgane beim Segler als typischem Nesthocker im Schlüpfzustand und die Korrelation im Zurückdrängen des Gehirnteils während der Embryonalzeit: das Gehirnwachstum erfolgt in diesem Fall hauptsächlich in der Praejuvenilzeit. Die folgende Zusammenstellung zeigt einen Ausschnitt aus der erwähnten Tabelle und vermittelt den prozentualen Anteil des Hirns und des Darms am Totalgewicht vom Schlüpftag.

	Hirn	Darm	Totalgew.	
Coturnix	6,19	9,66	4,58	} Nestflüchter
Phasianus	4,16	6,49	19,31	
Micropus	2,1	14,64	4,7	} Nesthocker
Sturnus	3,21	14,09	4,66	
Corvus corone	3,02	13,10	13,56	

Der Anteil am adulten Hirngewicht beträgt für Coturnix zu diesem Zeitpunkt 34,7%, für Sturnus 8,5% und für Micropus 9,4%.

Charakteristisch für die Ranghöhe eines Vogels sind auch die „Vermehrungsfaktoren“ in der Praejuvenilzeit. PORTMANN (1942) bezeichnete diese Werte als „Vermehrungszahlen“; wir sprechen dagegen in Anlehnung an SUTTERS Untersuchungen stets von Vermehrungsfaktoren.

PORTMANN fand, dass der Vermehrungsfaktor bezogen auf den Entwicklungsabschnitt vom Schlüpftag bis zum Erreichen des Adultzustandes im Hemisphärenwachstum im Wert schwankt zwischen 8,79 und 37,42. Die entsprechenden Werte für Nestflüchter liegen alle zwischen 3,23 und 6,49. Für den Segler ergibt sich der Vermehrungsfaktor 16,26. Er liegt also klar im Bereiche der Nesthocker. Ähnlich liegen die Verhältnisse für das Stammrestwachstum im gleichen Zeitraum:

	Grenzwerte der Vermehrungsfaktoren des Stammrestes
Nestflüchter	2,2 und 4,2
Nesthocker	2,9 und 6,5

Der Alpensegler vermehrt sein Stammrestgewicht vom Schlüpftag bis zum Erreichen des Adultzustandes um das 4,73 fache. Er zeigt also auch hier eindeutig nesthockertypisches Verhalten.

Morphologische Untersuchungen am Schlüpftag über das Vor-

derhirn und das Kleinhirn des Seglers liessen sehr einfache Differenzierungszustände erkennen. Die einzelnen hyperstriatalen Teile ganz besonders können nur schwer oder gar nicht voneinander unterschieden werden. Bedeutend besser ausgebildet sind die archaischen Gebiete wie Palaeostriatum und Archistriatum. Auch das Cerebellum zeigt noch durchaus embryonalen Charakter.

Diese inneren Entwicklungszustände am Schlüpftag stehen in Korrelation mit dem geringen relativen Gewicht des Hirns. Sie zeigen eine starke Zurückstellung der Gehirndifferenzierung zugunsten der Stoffwechselorgane. Abb. 17 und 18 illustrieren deutlich den disproportionierten Zustand der Hirnteile im Frisch- und Trockengewicht am Schlüpftag, einen Zustand hochgradiger Disharmonie.

Ob die lange Dauer der Praejuvenilzeit in Beziehung steht zum hohen Differenzierungsgrad gewisser striataler Strukturen, resp. ob der Segler zur Verwirklichung dieser Differenzierungszustände eine längere Zeitspanne nötig hat als andere Formen mit kürzerer Praejuvenilzeit und weniger evoluiertem Differenzierungsgrad der Striatumteile, kann heute noch nicht entschieden werden. Es fehlen hierzu entsprechende Paralleluntersuchungen. Möglicherweise ist diese Periode Ausdruck einer für die Seglerentwicklung allgemein charakteristischen Langsamkeit.

Die Art der postembryonalen Entwicklung des Hirns und der Hirnteile stimmt, abgesehen von gewissen Einzelzügen, mit jener des hochcerebraliserten Vertreters der Passerinen, dem Star, überein. Ein Höchstgewicht allerdings konnte im Gesamthirn nicht festgestellt werden. Lediglich die *Corpora bigemina* zeigen im späteren Abschnitt dieser Periode ein solches Uebergewicht. Die Ursache hiefür ist im anorm hohen Wassergehalt zu suchen, resp. im Umstand, dass die Corpora bigemina in diesem Entwicklungsabschnitt gegenüber der Adultnorm grössere Ventrikel aufweisen, deren Liquormenge das Frischgewicht stark erhöht. Am 55. Postembryonaltag, da der Segler das Nest in flugfähigem Zustand verlässt, sind auch die allgemeinen Proportionsverschiebungen im Trockengewicht noch bei weitem nicht abgeschlossen. Es ist kaum wahrscheinlich, dass der Segler, wenn er kurze Monate später den Zug antritt, diese Trockengewichtsproportionen auf die Adultnorm gebracht haben wird. Im Zusammenhang damit erscheint auch der Umstand interessant, dass von allen Hirnteilen beim Segler

die Corpora bigemina den höchsten Trockensubstanzgehalt aufweisen und nicht der Stammrest, wie es im adulten Hirn des Stars der Fall ist. Ein Grund hiefür muss in der stärkeren Ausbildung der optischen Bahnen liegen.

Hemisphären und Cerebellum, die im Adulthirn nach ihrem Frischgewicht die beiden schwersten Hirnteile darstellen (bei Huhn und Star sind es Hemisphären und Stammrest), stehen zu Beginn des untersuchten Entwicklungsabschnitts gewichtsmässig unter allen Hirnteilen an letzter Stelle. Die beiden erfahren also von den vier unterschiedenen Hirnteilen den intensivsten Aufbau. Während die Entwicklung des Kleinhirns auf embryonale und postembryonale Phase ziemlich gleichmässig verteilt ist, liegt die Entwicklung der Hemisphären betont in der Postembryonalperiode. Der Wert des Trockengewichts der Hemisphären gegenüber der Adultnorm steht am 55. Postembryonaltag relativ weit unter jenem des Cerebellum im selben Zeitpunkt. Der hohe Differenzierungsgrad des Corpus striatum, speziell seiner evolutiv späteren Teile, wie Hyperstriatum, vor allem gegenüber der relativ einfachen Bauart des Cerebellum, macht dieses Verhalten begreiflich.

Die Wachstumsweise von Hemisphären und Cerebellum steht jener von Corpora bigemina und Stammrest so prägnant gegenüber wie beim Star. Das hohe Gewicht des Kleinhirns wird im Zusammenhang mit der extremen Spezialisierung des Seglers als ausdauernder Flieger durchaus verständlich ¹.

Sehr deutlich charakterisiert sich der **Stammrest** auch beim Segler als Elementarapparat indem er während der ganzen hierauf untersuchten Entwicklungsperiode, vom 12. Embryonaltag bis 29. Postembryonaltag, also während ca. 38 Tagen mit dem Körpergewicht in einem praktisch konstanten Wachstumsverhältnis steht. Dies verleiht ihm vor allen Hirnteilen eine extreme Sonderstellung. Er wird gleichsam vom übrigen Hirn losgelöst und unter die Wachstumsgesetze des Körpers gestellt. Unsere Beobachtungen am Segler stützen also aufs Neue die Auswertung des Stammrestes als Basis für die Bestimmung der Indices, wie sie PORTMANN (1942) durchgeführt hat.

¹ Auch bei der *Schwalbe* steht das Kleinhirn gewichtsmässig über dem Stammrest. Vergl. hierzu die erste Tabelle dieses Teils.

Lagebeziehungen und zum Teil auch der Bau der archaischen Teile des Basalganglions nähern den Segler der Gruppe der primitiveren Vögel, wie sie die Hühnerartigen repräsentieren. Auch im Vergleich mit der Schwalbe wird dies deutlich. Vogeltypische striatale Gebiete indessen weisen im allgemeinen einen Differenzierungsgrad auf, wie er in dieser Höhe bei evoluierten Formen sonst kaum anzutreffen ist. Ganz besonders das hoch differenzierte Hyperstriatum ventrale hebt sich sehr scharf von dorsaleren striatalen Zonen ab. Diese letzteren zeigen unter sich eine viel schärfere Sonderung und Trennung als es bei anderen Formen der Fall ist. Auch die eigenartige diagonale Stellung des ventralen Hyperstriatum zur allgemeinen Längsachse des Vorderhirns gibt dem Gesamtbau des Striatum ein charakteristisches Gepräge.

Trotz dieser hohen Differenzierung hyperstriataler Teile, die den Segler über passerine Bauweise erhebt, treten doch in den gleichen Gebieten auch wiederum manche Züge auf, die den Segler in einer eigenartigen Zwischenstellung erscheinen lassen. Während beispielsweise das accessorische Hyperstriatum bei der passerinen Schwalbe gemäss dem Gesetze der Rostralwanderung von Organen bei höherevoluierten Formen den rostralen Pol des Basalganglion allein einnimmt, liegt dieses striatale Gebiet beim Segler noch caudal und hat auch nicht jene relative Mächtigkeit wie bei der Schwalbe. Differenzierung und Lagebeziehungen der striatalen Teile des Seglers scheinen in ihrer morphologischen Wertigkeit eigenartig ineinanderzugreifen. Ob ein neuer Kern, der sich im Archistriatum der untersuchten Passerinen nachweisen liess, und den das Striatum des Seglers nicht aufweist, als Merkmal höherer Entwicklung zu gelten hat, ist heute noch unentschieden.

Typische Hirnmerkmale niedriger Organisationsstufe wie der Ausbildungsgrad der archipallialen Gebiete, der praepyriformen Zonen etc. sind beim Segler gegenüber manchen Passerinen relativ gering entwickelt. So hat beispielsweise das Hippocampalgebiet bei der Schwalbe eine relativ grössere Ausdehnung als beim Segler, wo es nur auf caudalerem Niveau ausgeprägt ist.

Unsere Beobachtungen über Entwicklung und Struktur des Seglerhirns zeigen deutlich, dass nicht eine eindeutige einfache Entsprechung besteht zwischen der cerebralen Differenzierungshöhe einerseits und der Art der Ontogenese anderseits, dass also nicht die

einfache Alternative Gültigkeit hat: Nesthocker → hohe Cerebralisationsstufe und Nestflüchter → niedrige Cerebralisationsstufe. Dagegen zeigen unsere Untersuchungen neuerdings, was PORTMANN bereits 1942 angedeutet hat, dass ranghohe Vögel (Indices der Hemisphären über 10) nur Nesthockerentwicklung zeigen, rangniedrige aber Nestflüchter und Nesthocker (Tauben, Segler, Kuckuck). Dies deutet darauf hin, dass die sekundäre Ontogenesestufe der Nesthocker bei Vögeln vor der erhöhten Cerebralisation verwirklicht sein kann. Es drängt sich der Schluss auf, dass der Ontogenesetypus in der Reihe der Evolutionsercheinungen vorausgeht, und dass er die Vorbedingungen für eine höhere Cerebralisationsstufe schafft.

Nesthockerentwicklung, d. h. die Einbeziehung der Eltern in die Brutfürsorge erscheint als eine Praeadaptation (im Sinne CUENOTS, 1925). Für die weitere cerebrale Evolution darf ein seglerartiger Ontogenesemodus als eine Vorstufe des höheren passerinen Typus gelten, eine Stufe jedoch, von der aus eine besondere Spezialisierung für Segler wie für die nahe verwandten Kolibris erfolgt ist.

7. ZUSAMMENFASSUNG

Das Wachstum des Hirns und der Hirnteile des Alpenseglers (*Micropus melba melba* L.) wird im Entwicklungsabschnitt 12. Embryonaltag bis 55. Postembryonaltag (Zeitpunkt des Ausfliegens) in Frisch- und Trockengewicht untersucht.

1. Das Adulthirn.

Ein Geschlechtsunterschied lässt sich im Adulthirn nicht nachweisen. Das Cerebellum bildet im Frischgewicht den zweitschwersten Hirnteil. Den höchsten Trockensubstanzgehalt aller Hirnteile weisen die Corpora bigemina auf.

2. Der zeitliche Verlauf des Wachstums.

a. Gesamthirn. — In dem untersuchten embryonalen Entwicklungsabschnitt lassen sich in bezug auf die Wachstumsgeschwindigkeit im Frischgewicht 2 Etappen unterscheiden. Die Wachstumsgeschwindigkeit ist in den letzten Embryonaltagen bis zum 3. Postembryonaltag gesteigert. Im Verlauf der postembryonalen Entwicklung weist das Gesamthirn kein Höchstgewicht auf. Die Wachstumsgeschwindigkeit im Trockengewicht ist in der untersuchten Embryonalperiode konstant. Dasselbe gilt auch für sämtliche Hirnteile.

b. Stammrest. — Er bildet am 12. Embryonaltag den schwersten Hirnteil und wird erst am 18. Embryonaltag gewichtsmässig durch die Hemisphären und am 23. Postembryonaltag durch das Cerebellum übertroffen. Von allen Hirnteilen zeigt er den ausgeglichensten Wachstumsverlauf. Sein postembryonaler Wachstumsertrag ist niedriger als bei allen anderen Hirnteilen.

c. Corpora bigemina. — Sie besitzen am 12. Embryonaltag von allen Hirnteilen den höchsten prozentualen Anteil am Adultfrischgewicht. Die Aehnlichkeit ihres allgemeinen Wachstumsverlaufes mit jenem des Stammrestes ist deutlich. Am 40. Postembryonaltag weisen sie als einziger Hirnteil ein Hochgewicht auf, das bis zum Ende des untersuchten Entwicklungsabschnittes noch gesteigert wird. Zu diesem Zeitpunkt sind sie im Trockensubstanzgehalt von allen Hirnteilen noch am weitesten von der Adultnorm entfernt.

d. Cerebellum. — Es stellt am 12. Embryonaltag den absolut und relativ kleinsten Hirnteil dar und zeigt von allen den intensivsten Aufbau. Das Cerebellum allein weist in der ganzen untersuchten Embryonalperiode steigende Wachstumsgeschwindigkeit auf. Sein Wachstum ist ziemlich gleichmässig auf embryonale und postembryonale Phase verteilt und steht in seiner Art jener der Hemisphären am nächsten. Wie bei allen anderen Hirnteilen, ausser dem Stammrest, der ein eigenes Verhalten zeigt, sinkt der Trockensubstanzgehalt in der Embryonalperiode stetig ab und zwar bei Cerebellum am intensivsten.

e. Hemisphären. — Zu Beginn des untersuchten Entwicklungsabschnittes stehen die Hemisphären gewichtsmässig an 3. Stelle. Ihre Wachstumsleistung in der Embryonalperiode wird bloss von jener des Cerebellum übertroffen. Ihre Entwicklung liegt haupt-

sächlich in der Postembryonalzeit. Auch mit ihrem postembryonalen Wachstumsertrag stehen die Hemisphären jenem des Cerebellum am nächsten. Im Trockengewicht sind die embryonalen und postembryonalen Wachstumserträge von Hemisphären und Cerebellum ebenfalls höher als bei den anderen Hirnteilen. Das Trockengewichtswachstum der Hemisphären in der Postembryonalphase ist gegenüber den anderen Hirnteilen dennoch verzögert.

3. *Vergleich von Hirn- und Körperwachstum.*

Es lassen sich in der Embryonalzeit Etappen konstanter Wachstumsbeziehungen nachweisen, die in Art und Folge mit solchen beim Haushuhn beträchtlich übereinstimmen. Der Segler zeigt indessen als extremer Nesthocker für das Hirngewichtswachstum durchwegs negative Allometrie. Das Stammrestwachstum steht im ganzen hierauf untersuchten Entwicklungsabschnitt (12. e-Tag bis 29. pe-Tag) mit dem Körperwachstum in praktisch konstantem Verhältnis. Das Cerebellum dürfte als einziger Hirnteil in allen Vergleichsabschnitten positive Allometrie aufweisen. Vom 5. bis 29. Postembryonaltag zeigen auch die Hemisphären positive Allometrie. Das Wachstum der Corpora bigemina ist durchwegs negativ allometrisch.

4. *Die Formänderungen des Gehirns.*

Das Wachstum von Hemisphären, Cerebellum und Corpora bigemina wird auf dasjenige des Stammrestes bezogen. Da für den Vergleich Stammrestwachstum: Körperwachstum vom 12. Embryonaltag bis 29. Postembryonaltag eine einzige Allometrieformel Gültigkeit hat, entstehen aus diesem Vergleich hier grundsätzlich die nämlichen Kurvenbilder wie dort.

Die allgemeinen Ergebnisse stellen den Segler in starken Gegensatz zum Huhn und decken sich weitgehend mit den entsprechenden Verhältnissen beim Star.

5. *Diskussion der Ergebnisse.*

a) Im allgemeinen Ontogenesevergleich erscheint das Hirnwachstum des Seglers als ranghoch. Indessen sind gewisse Wachstumsbeziehungen und weitere Eigenheiten in der Embryonalentwicklung als Charakteristika einer rangniedrigen Form zu betrachten.

b) Auch der Bau des Vorderhirns (Vergl. einleitende Bemerkungen) zeigt ein ähnliches Ineinandergreifen rangniedriger und ranghoher Merkmale. Der Segler nimmt damit eine eigentümliche Mittelstellung ein und muss als eine rangniedrige Nesthockerform bezeichnet werden.

c) Nesthocker-Ontogenese bei niedrigem Cerebralisationsgrad, wie sie die Segler zeigen, wird als Präadaptation für die Evolution höherer Hirnentwicklung bewertet.

LITERATURVERZEICHNIS

1945. ARN, H. *Zur Biologie des Alpenseglers. Micropus melba melba (L.)*. Schw. Arch. Ornith., Vol. 2, Fasc. 4; 137-184.
1908. BELOGOLOWY, J. *Zur Entwicklung der Kopfnerven der Vögel*. Bull. de la Soc., Neue Serie, T. 22; Moskau.
1937. BOLK/GOEPPERT. *Handbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere*.
1883. BUMM, K. *Das Grosshirn der Vögel*. Zsch. f. wiss. Zoolog. Bd. 38; 430-467.
1925. CRAIGIE, E. Horne. *Introduction to the fine anatomy of the central nervous system based upon that of the albino rat*. Toronto and Philadelphia.
1928. — *Observation on the Brain of the Humming-bird (Chrysolampis Mosquitos Linn. and Chlorostilbon Caribaeus Lawr.)*. J. Comp. Neur. 45; 377-481.
- 1929/30. — *Studies on the brain of the Kiwi (Apteryx australis)*. J. Comp. Neur. 49; 223-357.
1932. — *The cell structure of the cerebral hemisphere of the Humming-bird*. J. Comp. Neur. 56; 135-168.
- 1936 b. — *Notes on the cytoarchitectural features of the lateral cortex and related parts of the cerebral hemisphere in a series of reptiles and birds*. Trans. Roy. Soc. Can., 3rd Ser., Sec. V, vol. 30; 87-113.
1940. — *The cerebral cortex in palaeognathine and neognathine birds*. J. Comp. Neur. 1940; 179-234.
1925. CUÉNOT, L. *L'adaptation*. Paris; G. Doin, édit.
1922. DENNLER, G. *Zur Morphologie der Vögel. Der Sagittalwulst*. Fol. Neurobiol. 12, Nr. 2; 343-362.
1932. DURWARD, A. *Observations on the cellmasses in the cerebral hemisphere of the New Zealand Kiwi (Apteryx australis)*. J. of Anat., Vol. 66; London.
- 1933/34. — *Some observations on the development of the corpus striatum of birds, with special reference to certain stages in the common sparrow (Passer domesticus)*. Journal of Anatomy, Vol. LXVIII; Cambridge.

1896. EDINGER, Ludw. *Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Tiere*. Leipzig.
1899. EDINGER, L. und WALLENBERG, A. *Untersuchungen über das Gehirn der Tauben*. Anat. Anz., 15; 245-271.
1903. EDINGER, L., WALLENBERG, A. und HOLMES, G. *Das Vorderhirn der Vögel*. Abhandl. der Senkenberg. Ges. 20; 343-426.
1941. HAARDICK, H. *Wachstumsstufen in der Embryonalentwicklung des Hühnchens*. Inaugural-Diss. Univ. Bonn.
- 1924-33. HEINROTH, O. und M. *Die Vögel Mitteleuropas*. Berlin.
1929. HUBER, G. C. and CROSBY, E. C. *The nuclei and fiber paths of the avian diencephalon with consideration of telencephalic and certain mesencephalic centers and connections*. J. Comp. Neur. 48; 1-226.
1923. JOHNSTON, J. B. *Further contributions to the study of the evolution of the forebrain*. J. Comp. Neur. 35; 337-481, und 36; 143-192.
1905. KALISCHER, O. *Das Grosshirn der Papageien in anatomischer und physiologischer Beziehung*. Abhandl. d. kön. Preuss. Akad. d. Wiss., Anhang; 1-105.
1921. KAPPERS, U. A. *Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen*. Bd. 2, 2. Abschn.
1923. — *Le développement ontogénétique du Corps strié des Oiseaux en comparaison avec celui des Mammifères et de l'Homme*. Schw. Arch. f. Neur. und Psychiatrie. XIII. Festschr. f. C. v. Monakow.
- 1924/25. LATIMER, H. B. *The postnatal growth of the central nervous system of the chicken*. J. Comp. Neur. 38; 251-297.
1935. PORTMANN, A. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem*. Acta biotheor. 1; 59-90.
1938. — *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel. I. Vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese der Hühner und Sperlingsvögel*. Rev. suisse Zool. 45; 273-348.
1942. — *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit*. Rev. suisse Zool. 49; 169-185.
1940. PORTMANN, A. und SUTTER, E. *Ueber die postembryonale Entwicklung des Gehirns bei Vögeln*. Rev. suisse Zool. 47; 195-202.
1914. ROSE, M. *Ueber die cytoarchitectonische Gliederung des Vorderhirns der Vögel*. J. f. Psych. und Neurol., 21; 278-352.
- 1929/30. SANDERS, E. B. *A consideration of certain bulbar, midbrain, and cerebellar centers and fiber tracts in birds*. J. Comp. Neur. 49; 155-222.
1943. SUTTER, E. *Ueber das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln*. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. Bd. LXXV, Abh. 1.

